

Hommage de l'auteur

LE

PROBLÈME ÉNERGÉTIQUE

ENVISAGÉ

au point de vue du travail musculaire
et au point de vue du travail intellectuel

PAR

le D^r Henri RENAULD.

(EXTRAIT DE LA *Revue de l'Université de Bruxelles*)

Novembre-Décembre 1910 et Janvier 1911.

BRUXELLES

SOCIÉTÉ ANONYME

M. WEISSENBRUCH, IMPRIMEUR DU ROI
ÉDITEUR

49, RUE DU POINÇON, 49

—
1911



22102375595

Med
K10356

LE PROBLÈME ÉNERGÉTIQUE



Digitized by the Internet Archive
in 2016

<https://archive.org/details/b28061615>

LE

PROBLÈME ÉNERGÉTIQUE

ENVISAGÉ

au point de vue du travail musculaire
et au point de vue du travail intellectuel

PAR

le D^r Henri RENAULD.

(EXTRAIT DE LA *Revue de l'Université de Bruxelles*)

Novembre-Décembre 1910 et Janvier 1911.

BRUXELLES

SOCIÉTÉ ANONYME

M. WEISSENBRUCH, IMPRIMEUR DU ROI

ÉDITEUR

49, RUE DU POINÇON, 49

—
1911

303957

303957 359

UNIVERSITY OF MICHIGAN	
LIBRARY	
W.S. MUMFORD	
Call No	
	Q1

Le problème énergétique

envisagé

au point de vue du travail musculaire et au point de vue
du travail intellectuel (1)

PAR

le Dr HENRI RENAULD.

INTRODUCTION

Jusque dans la première moitié du XIX^e siècle, les sciences naturelles furent dominées par le principe de la conservation de la matière.

Ce principe, qui, au temps de Lavoisier a donné aux sciences un essort si considérable, est actuellement complété par un principe d'une portée encore plus vaste : l'affirmation de la conservation de l'énergie est la base de la physique moderne. En même temps que régnait la thèse résumée par le principe de la conservation de la matière, la physique ancienne rapportait tous les phénomènes naturels à la mécanique. Encore actuellement plusieurs physiciens éminents cherchent à concilier le principe de la conservation de l'énergie avec les lois de la mécanique, soit que celle-ci rentre dans l'énergétique ou que au contraire ce soit l'énergétique qui fasse partie de la mécanique.

(1) Développement du rapport présenté sous le même titre au deuxième Congrès international d'hygiène alimentaire (1^{re} section : Physiologie). Octobre 1910. Bruxelles.

Quoi qu'il en soit, déjà Galilée avait énoncé une loi d'une importance capitale, à savoir que les corps ne modifient pas d'eux-mêmes le mouvement qu'ils possèdent, en ce sens qu'ils sont incapables d'acquérir le mouvement par eux-mêmes lorsqu'ils sont en repos, ou inversement de le perdre spontanément lorsqu'ils l'ont reçu.

On observe cependant qu'un corps peut transmettre en tout ou en partie son mouvement à un autre corps en perdant une quantité équivalente du sien. Si un obstacle trop grand s'oppose à la transmission du mouvement d'un corps à un autre, le premier peut cependant perdre apparemment son mouvement, mais alors il se produit des phénomènes nouveaux : le corps s'échauffe, devient lumineux, s'électrise, etc...

Mouvement cinétique qui disparaît, phénomènes nouveaux de chaleur, d'électricité, de lumière qui apparaissent, se remplacent et s'équivalent.

Il existe donc, dans les phénomènes physiques de mouvements ou de forces, quelque chose qui demeure indéfiniment, qui remplace ou prépare tel phénomène disparu ou tel état à venir, qui n'est susceptible d'aucune disparition ou de destruction, qui se transforme continuellement en des états nouveaux dont la somme est l'équivalent de ce qui vient de se transformer.

Après Carnot qui dès 1824 établit les premières lois de la thermo-dynamique appliquée aux moteurs inanimés, Robert Mayer appela en 1842 l'attention du monde savant sur les transformations de l'énergie, et les étudia sur les moteurs animés.

Depuis lors, malgré les assauts que ce principe eut à soutenir, il domine les sciences naturelles et les expériences se succèdent nombreuses apportant de nouvelles preuves de son exactitude.

Toute énergie qui disparaît se transforme en une autre équivalente. Le frottement de deux corps l'un contre l'autre (énergie mécanique) produit de la chaleur (énergie thermique).

Celle-ci peut de nouveau se retransformer en travail mécanique. C'est ce qui se passe dans les machines à vapeur.

Entre ces deux formes d'énergie : mécanique et thermique, le calcul et l'expérience ont trouvé un rapport constant : une calorie égale 425 kilogrammètres.

Nous avons tous les jours sous nos yeux des exemples frappants de la transformation de l'énergie. La machine à vapeur, en brûlant du charbon, transforme une énergie potentielle contenue dans ce corps en une énergie actuelle : la chaleur. Celle-ci portant son action sur l'eau contenue dans la chaudière la transforme en vapeur, laquelle, par sa propriété d'expansibilité (ce qui est une nouvelle forme d'énergie élastique), en poussant un piston, produit une énergie mécanique de travail. Cette dernière, à son tour, peut, en passant par l'intermédiaire de différents transformateurs tels que dynamos, résistances, etc..., être transformée en énergie électrique, laquelle, dans certaines conditions, peut être transformée elle-même en lumière, chaleur, mouvement.

Toutes ces différentes formes d'énergies proviennent d'une seule : l'énergie qui se trouve en puissance contenue dans le bloc de charbon. Si l'on pousse l'analyse plus loin, et si on se demande quelle est l'origine de l'énergie potentielle contenue dans ce corps combustible, on trouve qu'elle résulte de l'accumulation des énergies lumineuses, calorifiques et autres émanant du soleil. En effet, le charbon n'est autre qu'un végétal fossile.

Or, les végétaux, grâce à leur fonction chlorophyllienne notamment, décomposent l'anhydride carbonique de l'air, conservent le carbone et rejettent l'oxygène, dans de certaines conditions. Le carbone est fixé dans des combinaisons chimiques formées avec absorption d'énergie et entre ainsi dans la composition du végétal. La chlorophylle ne possède cette propriété curieuse que sous l'action des énergies extérieures lumineuses et calorifiques solaires. Et l'on peut dire que lorsqu'on brûle un végétal, ou le charbon végétal fossile, la lumière et la chaleur qui s'en dégagent ne sont autres que les énergies thermiques et lumineuses solaires accumulées dans le végétal par son métabolisme spécial.

De même, pour ce qui nous concerne, si l'on réfléchit que nous puisons l'énergie qui entretient notre vie dans des aliments qui proviennent en dernière analyse du règne végétal, soit directement comme dans le régime végétarien, soit indirectement par l'intermédiaire du régime carné lequel est pris aux dépens d'herbivores, on constate que la source première de l'énergie est

encore cette même énergie solaire, tenue en réserve dans le végétal.

Comme on le voit par ces exemples, l'énergétique englobe tout l'univers, et cette science ne tend à rien moins qu'à expliquer les phénomènes naturels par l'existence d'une énergie universelle transformable en les différentes formes appréciables à nos sens, et ayant entre elles des rapports constants.

La caractéristique de la physique moderne est précisément de rechercher et de chiffrer ces constantes.

Elle tend à préciser de plus en plus les différents pouvoirs énergétiques des différentes formes d'énergies qui apparaissent lors de la transformation d'une énergie initiale. Et elle apporte ainsi de plus en plus de nouveaux faits et de nouvelles preuves au maintien de l'exactitude du principe de la conservation de l'énergie.

Les sciences naturelles, elles aussi, subissent l'orientation donnée par la physique, et l'on s'attache maintenant à vérifier ce principe dans les phénomènes présentés par les êtres vivants.

La biologie, et en particulier la physiologie s'y sont spécialement attachées. Le problème est primordial et grand, car le jour où le principe de la conservation de l'énergie sera vérifié exact dans tous les phénomènes « vitaux », on se sera rapproché du but que poursuit la biologie : la connaissance de la vie !

L'homme pense et agit.

Le cerveau est chez l'homme l'organe de la pensée ; l'action dépend du système musculaire.

L'être se résume essentiellement en ces deux fonctions. Nous avons pour but dans le présent rapport d'aborder le problème énergétique envisagé au point de vue du travail musculaire, et de le discuter ensuite et comparativement au point de vue du travail intellectuel.

LIVRE I

**La loi de la conservation de l'énergie se vérifie-t-elle
dans la physiologie du muscle?**

CHAPITRE I

DE L'IRRITABILITÉ ET DE L'EXCITATION

La propriété fondamentale qui peut faire distinguer un corps organisé, vivant, d'un corps inorganique, inerte, est l'irritabilité. Dire qu'un organe est irritable ou excitable, c'est affirmer que cet organe a la propriété de réagir d'une façon spécifique à la cause qui l'a irrité. La caractéristique de cette propriété est la disproportion qui existe entre le phénomène de la réaction et celui de l'excitation.

En effet, au point de vue énergétique, l'excitation diffère de la réaction en ce que la première met en œuvre une quantité d'énergie singulièrement minime par rapport à celle dégagée dans la seconde. La réaction est sans équivalence avec la cause qui la détermine.

Il n'y a, en effet, aucune équation à établir entre la légère piquûre d'une aiguille faite au doigt par exemple, et le phénomène de contraction musculaire singulièrement intense qui consiste à ramener vivement en arrière le bras tout entier ; pas plus qu'entre l'étincelle et la déflagration de la poudre ; pas plus qu'entre un signal et la mise en marche d'un moteur.

Entre le léger choc, qui provoque la réaction lumineuse de la noctilucque et la luminosité même, il n'y a pas d'équivalence.

Et cependant on ne nie pas que la réaction ne dépende de l'excitant : dans de certaines limites, en effet, celle-là est proportionnelle à celle-ci.

Le substratum matériel de la propriété d'être irritable est le protoplasma. Celui-ci, composé d'éléments chimiques tous représentés dans le monde inorganique, ne jouit de la propriété d'être vivant que pour autant que ses éléments constitutifs

puissent entrer en réactions physico-chimiques les uns avec les autres.

Hydratations, déshydratations, oxydations, réductions, phénomènes d'osmose, de tension superficielle, actions catalysatrices se succèdent, forment une suite ininterrompue d'opérations physico-chimiques qui fait que le protoplasma cellulaire vit.

Qu'une des conditions physiques vienne à manquer, qu'un élément chimique disparaisse, et ce mécanisme admirable, qu'est l'activité cellulaire, s'arrête : le protoplasma n'est plus irritable, il est mort.

Déchu de l'état d'agglomérat organisé et vivant, il se décompose bientôt sous l'action d'êtres vivants qui sont les microorganismes, et rentre disloqué, détruit en tant qu'individualité, mais indestructible en tant que matière, dans le monde inorganique d'où il était sorti primitivement.

Ainsi ce qui caractérise la vie n'est pas l'existence au sein du protoplasma, d'une substance ou d'une force spéciale : « force vitale » ; c'est la réaction, ou encore la structure correspondant à la réalisation des réactions physico-chimiques, qui fait que les éléments inorganiques mis en présence les uns des autres forment des composés caractéristiques permettant le dégagement de l'énergie dont ces éléments eux-mêmes sont les substrats.

Ce qui permet la vie dans un protoplasma, ce n'est pas la chose spécifique en elle, c'est l'organisation des réactions.

La vie d'un organe, l'orientation spéciale que prendra la vitalité d'une cellule, dépendra donc de la qualité des matériaux qui entrent dans la composition de son protoplasma, des conditions physiques et chimiques dans lesquelles se feront les réactions dites « vitales », et de l'influence que le milieu extérieur apportera à la direction de l'extériorisation de son activité, c'est-à-dire de sa fonction.

Dans l'organe qui va nous occuper immédiatement, le muscle, l'influence de ces différents facteurs chimiques, physiques, adaptation au milieu extérieur, est facilement reconnaissable.

On trouve dans le protoplasma musculaire les éléments suivants : Des substances albuminoïdes qui forment en quelque sorte les éléments plastiques du muscle ; des substances extrac-

tives parmi lesquelles le glycogène, qui prend une importance considérable dans la fonction du muscle ; des sels minéraux, particulièrement de calcium, de potassium et de sodium, dont le rôle est prépondérant dans les réactions physiques d'osmose du muscle et qui permettent à celui-ci d'adapter sa tension osmotique à celle du sang qui l'irrigue. Viennent ensuite des résidus fixes, puis de l'eau dans la proportion de 73 p. c. environ. (Hugounenq.)

Cette composition du muscle est à peu près la même, qu'il s'agisse du muscle strié (rapide ou lent), du muscle des fonctions de relation ou du muscle lisse des fonctions de nutrition. Ce sont ici comme dans tout appareil organique les mêmes éléments primordiaux : azote, hydrogène, carbone, oxygène qui se retrouvent, mais se groupant en des rapports plus ou moins différents suivant la fonction à laquelle le muscle est adapté. C'est par les actions réciproques de ces quelques corps dans de certaines conditions physiques qu'apparaît dans le muscle la propriété d'être irritable.

Les réactions du protoplasma musculaire sont particulièrement sensibles aux propriétés physico-chimiques du sang qui l'irrigue. C'est ainsi que les variations de la chaleur influencent fortement son excitabilité, c'est-à-dire sa plus ou moins grande facilité de réagir, dépendant de la plus ou moins grande activité de ses réactions chimiques internes.

Les variations de la pression osmotique du sang influencent également d'une façon particulièrement intense non seulement l'excitabilité du muscle, mais encore l'allure de sa réaction, de la contraction. Tel muscle dont la contraction est rapide et brusque en milieu isotonique, modifie l'allure de sa contraction et ne réagit plus que lentement et paresseusement lorsque la tension osmotique du sang vient à s'abaisser.

Dans le cas particulier où nous envisageons l'influence d'un milieu hypotonique sur la fonction du muscle, nous voyons que non seulement l'allure de la réaction est modifiée mais que même son excitabilité est influencée. Au point de vue énergétique, les modifications de l'excitabilité dépendent intimement des modifications apportées à l'accomplissement des réactions

physico-chimiques du muscle qui se font ou mieux ou plus mal, plus vite ou plus lentement suivant les conditions extérieures qui les influencent, en dégageant ainsi une plus ou moins grande quantité d'énergie utile à la fonction du muscle. Cette énergie sera employée d'une façon plus ou moins parfaite par l'élément moteur pour produire la réaction, laquelle sera plus ou moins complète suivant que l'élément contractil aura été diversement intéressé par l'agent modificateur. Et c'est ainsi que dans le cas de l'influence d'un milieu hypotonique sur l'activité musculaire, nous voyons que bien que les réactions physico-chimiques du muscle se fassent mieux, provoquant une excitabilité plus délicate, la réaction motrice, la contraction, est cependant particulièrement lente.

Les conditions chimiques du milieu extérieur ont également une énorme influence sur le muscle. Nous n'en voulons pour preuve que l'action de doses minimales d'alcaloïdes, tels que la vératrine par exemple, qui modifient profondément l'excitabilité et la contractilité du muscle.

Nous voyons par ces exemples combien le protoplasma est sous la dépendance des facteurs composant le milieu dans lequel il vit, facteurs qui peuvent modifier d'une façon si profonde ses forces dites « vitales », lesquelles en dernière analyse ne peuvent être que physiques ou chimiques puisqu'elles sont susceptibles d'être troublées par des excitants qui, eux, sont toujours ou chimiques ou physiques. Aucun protoplasma cellulaire n'échappe à cette loi, qu'il appartienne à la cellule cérébrale du cortex, siège de la pensée, ou des autres cellules somatiques de la vie végétative. Facteurs physiques, agents chimiques, tels sont les excitants habituels du protoplasma. Il en est un autre qui a une importance capitale : c'est la fonction. Tel organe adapté primitivement en vue d'une fonction déterminée, se modifie parfois étrangement lorsque cette fonction vient à changer. Tel muscle, habitué au mouvement rapide et brusque, se modifie et s'adapte au mouvement lent et de soutien lorsque par un artifice d'expérience on vient à modifier les conditions de son fonctionnement (Demoor). Et, souvent dans ce cas, son aspect général et sa structure intime se modifient parallèlement à la nouvelle fonction qu'il a à remplir : c'est la fonction qui fait l'organe.

L'organe, le muscle, s'adapte donc aux excitants du monde extérieur, et ses réactions intérieures d'où résulte sa vie, s'orientent en vue de la fonction déterminée que sa situation et son rôle dans l'organisme lui imposent.

Les matériaux nutritifs qui composent le protoplasma musculaire représentent une accumulation d'énergie potentielle prête à se transformer en une énergie actuelle utile sous l'influence de l'excitation.

On a cherché à évaluer la réserve d'énergie potentielle du muscle en calculant par la calorimétrie l'équivalent thermique des matériaux chimiques qui entrent dans la composition du muscle et l'on a trouvé les résultats suivants :

Cent grammes de chair musculaire représentant 14 à 15 grammes d'azote, 50 à 54 grammes de carbone, dégagent en brûlant de 5 à 600,000 calories. (Hugounenq.)

Tel est théoriquement le potentiel énergétique du muscle prêt à être dégagé en parties plus ou moins considérables suivant la nature et l'intensité de l'excitant qui interviendra sur l'excitabilité de cet organe, et suivant les conditions extérieures qui lui permettront d'accomplir sa fonction, intégralement ou non.

L'excitation nous apparaît donc, au point de vue énergétique, comme une énergie faible, minime, mais suffisante pour provoquer la réaction, c'est-à-dire la transformation de l'énergie potentielle de l'organe en énergie actuelle, qui, dans le cas du muscle, nous apparaîtra sous trois formes : énergie mécanique dégagée par l'intermédiaire de la contraction ; énergie thermique : chaleur dégagée par le muscle au travail ; énergie électrique : électricité émise corrélativement au fonctionnement du muscle.

Par quels phénomènes, quelles réactions chimiques, la transformation de l'énergie potentielle du muscle en énergie actuelle se révèle-t-elle à nous ?

Quels sont les caractères des différentes modalités d'énergie apparaissant au cours du travail musculaire, leurs rapports et leurs équivalences ?

Quelles places ces diverses énergies occupent-elles dans le temps, c'est-à-dire quel est le cycle énergétique du muscle ?

Tels sont les différents problèmes auxquels nous allons essayer de répondre.

CHAPITRE II

TRANSFORMATION DE L'ÉNERGIE POTENTIELLE EN ÉNERGIE ACTUELLE UTILE TRAVAIL INTÉRIEUR OU TRAVAIL PHYSIOLOGIQUE

§ I. — *L'énergie utilisée par le muscle est d'origine chimique.*

On appelle travail intérieur ou physiologique du muscle l'ensemble des opérations physico-chimiques qui se passent dans l'intimité du tissu musculaire, consécutivement à l'excitation. Il a pour effet de libérer l'énergie potentielle et de la transformer en énergie actuelle.

Le muscle puise son énergie dans les matériaux qui lui sont apportés par le sang. L'énergie utilisée par lui est donc d'origine chimique. C'est ce que l'expérimentation et l'observation nous apprennent en effet.

Deux sortes de méthodes d'investigations permettent de le constater :

1° Une méthode indirecte se basant sur les variations de la circulation sanguine pendant le travail du muscle, et sur les modifications que subit l'excitabilité corrélativement à ces variations ;

2° Une méthode directe qui consiste à vérifier par l'analyse les modifications chimiques corrélatives au travail musculaire.

A. *Variation de la circulation sanguine dans le muscle en travail.*

La circulation sanguine est fortement accélérée lors du travail physiologique du muscle, fait observé déjà par Cl. Bernard, Ludwig et ses élèves. La quantité de sang qui passe en un temps donné augmente dans de fortes proportions, ainsi qu'il résulte des travaux de Chauveau et de ses élèves. Cette augmentation varie d'un muscle à un autre et suivant l'intensité du travail produit. Dans le cas du muscle releveur de la lèvre supérieure chez le cheval, la circulation sanguine peut devenir cinq fois

plus intense lors du travail, que lorsque le muscle est au repos.

Les variations de la circulation musculaire ont été étudiées par trois méthodes différentes.

1° Chauveau et ses élèves Laroyenne, Bertholus, Lortet et Kaufmann les ont étudiées en mesurant le débit du sang en un temps donné dans les veines efférentes des muscles masséter et releveur de la lèvre supérieure chez le cheval. Comme les veines de ces muscles sont suffisamment volumineuses, ces auteurs ont pu également rechercher directement la pression du sang dans ces vaisseaux en plaçant les appareils (sphygmoscope de Chauveau) en amont et en aval du muscle. Le travail musculaire était provoqué par des excitations absolument physiologiques : ces auteurs présentaient au cheval un peu d'avoine, ce qui provoquait immédiatement des mouvements de préhension et de mastication ;

2° Un deuxième mode d'investigation est la méthode des circulations artificielles dont le promoteur fut Ludwig. Cette méthode consiste à faire passer au travers d'un muscle du sang défibriné sous pression constante, parfaitement oxygéné et de mesurer le débit du sang dans la veine. Ludwig et Schmidt étudièrent ainsi les modifications circulatoires qui se produisent dans le biceps fémoral du chien, au travail et au repos ;

3° Enfin, d'autres expérimentateurs et notamment Mosso, Athanasiu et Carvallo employèrent la méthode pléthysmographique, utilisable même chez l'homme.

Nous allons résumer les résultats obtenus par ces différents auteurs.

Dans le travail de la mastication, le débit de sang donné par les veines du muscle masséter devient trois fois plus abondant. Celui du releveur de la lèvre supérieure du cheval augmente dans la proportion de 1 à 5. La moyenne des expériences de Chauveau donne les résultats suivants :

Alors qu'à l'état de repos la quantité de sang traversant le muscle releveur de la lèvre supérieure est de 12 litres 229 par heure et par kilogramme, elle devient pendant le travail de 56 litres 321. Il y a donc un accroissement de 1 à 4.6.

Il s'agit bien ici du travail physiologique du muscle ; on com-

mettrait une erreur en généralisant la proposition et en disant que tout travail entraîne forcément une augmentation de la quantité de sang circulant dans le muscle. C'est ainsi que dans le cas du tétanos musculaire, ou de contraction permanente, la circulation est considérablement ralentie : la quantité de sang qui circule dans le muscle à ce moment est beaucoup moindre qu'à l'état de repos, la contraction du muscle obturant en partie les vaisseaux sanguins. Mais dans ce cas on constate qu'aussitôt après le relâchement du muscle, il se fait une vaso-dilatation considérable. Les éléments du muscle sont alors baignés dans une plus grande quantité de sang.

C'est la contraction rythmique qui a le plus d'influence sur la circulation sanguine, c'est du reste elle qui intervient le plus dans l'état physiologique normal. Ce mode de travail augmente dans de grandes proportions la quantité de sang circulant dans le muscle.

La mastication a pour effet d'accélérer la vitesse du sang dans la carotide chez le cheval. (Chauveau.)

Dans leurs expériences de circulation artificielle, Ludwig et Schmidt ont constaté que lorsque les excitations sont suffisamment espacées, de façon que le muscle se raccourcisse et se relâche rythmiquement, la circulation devient bien plus rapide.

Chauveau et Kaufmann ont fixé le coefficient moyen d'irrigation du muscle. Ils appellent coefficient d'irrigation la quantité de sang qui s'écoule pendant l'unité de temps rapportée à l'unité de poids. Ils l'ont trouvé égal à 0.175 lors du repos musculaire, et à 0.850 lors du travail rythmique. Ces coefficients ont été déterminés d'après des expériences faites sur le muscle releveur de la lèvre supérieure chez le cheval.

Par la méthode pléthymographique, Athanasiu et Carvallo sont arrivés à des résultats analogues. Lorsque les muscles fléchisseurs des doigts se trouvent être en contraction permanente, le volume du bras, dépendant de la quantité de sang qui se trouve dans le muscle, diminue, pour augmenter considérablement après le relâchement des muscles, sous l'influence de la vaso-dilatation consécutive.

Au surplus on sait que le travail musculaire rythmique a une

influence considérable sur la circulation sanguine générale et sur le travail du cœur. Les contractions musculaires opèrent un véritable massage des artères, favorisent le passage du sang vers les veines, et ainsi influencent la pression sanguine dans les artères afférentes. L'addition de ces actions locales détermine une action générale sur tout l'appareil cardio-vasculaire ; il y a accélération du cœur, stimulation de la circulation tout entière : apport d'une plus grande quantité de sang vers les organes en travail.

Si, d'une part, le travail musculaire exerce une influence aussi capitale sur la circulation sanguine générale et locale, réciproquement les variations de celle-ci, comme les modifications des qualités physico-chimiques du sang, ont une influence manifeste sur l'excitabilité du muscle.

L'excitabilité musculaire augmente, en effet, sous toute cause qui favorise sa nutrition. L'afflux sanguin l'exagère : le gastrocnémien de la grenouille devient hyper-excitable sous l'effet de la vaso-dilatation qui se produit à la suite de la section des nerfs vaso-constricteurs lombaires. La même chose se constate pour les muscles de la langue du même animal, après l'hémi-section bulbaire.

L'oxygénation du sang favorise l'excitabilité musculaire : un muscle de grenouille irrigué par un sang bien oxygéné et très excitable, le devient beaucoup moins lorsque le sang ne contient plus ou presque plus d'oxygène. La température du sang a également une énorme influence sur le métabolisme musculaire. L'élévation de température augmente l'excitabilité du muscle jusqu'à un optimum, à partir duquel celle-ci décroît rapidement.

Les expériences seraient nombreuses à citer pour prouver l'influence des propriétés physico-chimiques du sang sur le chimisme du muscle. On conçoit dès lors l'effet que doit produire l'anémie du muscle. Nous ne citerons à cet égard qu'une expérience de Richet, qui est d'autant plus intéressante qu'elle fut pratiquée sur l'homme. Si par l'application d'une bande élastique d'Esmarch, on provoque l'anémie complète d'un membre tel que le bras, on constate au bout de dix minutes environ que les mouvements volontaires deviennent beaucoup plus lents. Les doigts

perdent leur force et leur agilité. Après vingt minutes il y a suppression complète de tout mouvement volontaire, bien que les muscles soient encore excitables directement. Chez l'homme normal l'expérience ne peut être poussée plus loin par suite de la douleur atroce qui se déclare à ce moment. Mais Richet a pu continuer l'expérience sur des hystériques chez lesquels il a constaté que lorsqu'il provoquait l'anémie sur un bras contracturé, cette intervention avait pour résultat de faire disparaître la contracture. Vingt minutes après environ il n'y avait plus de mouvements volontaires possibles. Enfin, l'anesthésie générale des hystériques permettant de poursuivre l'expérience, cet expérimentateur obtint après deux heures l'inexcitabilité complète des muscles à l'excitation électrique directe. La contractilité volontaire et la contracture hystérique reviennent presque aussitôt que l'enlèvement de la bande élastique a permis au sang d'irriguer les muscles à nouveau.

Tous les faits que nous venons de relater montrent donc que c'est le sang qui entretient l'activité musculaire. Le muscle puise dans ce milieu les éléments chimiques qui lui sont nécessaires pour son entretien et son fonctionnement. L'énergie dont il use est donc d'origine chimique.

Ceci va nous être confirmé par l'analyse des modifications chimiques qui se font corrélativement au travail musculaire.

B. Modifications du chimisme du muscle en état de travail.

La preuve directe que l'énergie dépensée par le muscle est d'origine chimique nous est donnée ici par l'analyse des modifications que subit le chimisme du muscle au repos et au travail.

Trois méthodes d'expériences ont permis de s'en rendre compte :

1° On peut analyser directement la substance musculaire au repos et après le travail. Pratiquement on fait porter les investigations sur deux muscles symétriques et de même poids. L'un est resté au repos, l'autre a été soumis à un travail déterminé. Les modifications chimiques que l'on trouve renseignent sur la

nature et sur l'intensité des réactions chimiques intra-tissulaires qu'a subies le muscle par suite de son travail ;

2° Par l'analyse de la composition chimique du sang avant son entrée et à sa sortie du muscle. On a soin dans ce cas de tenir compte de la quantité de sang qui s'écoule au travers du muscle pendant l'unité de temps, et de la quantité de substance musculaire irriguée. Par cette méthode on a surtout étudié les échanges gazeux qui se font entre le sang et le muscle, c'est-à-dire la respiration du muscle ;

3° On peut encore avoir une idée assez exacte du travail chimique opéré par le muscle en activité, par l'accroissement des échanges gazeux de la respiration pulmonaire. En effet, ceux-ci, toutes choses égales d'ailleurs, sont toujours proportionnels à l'état d'activité fonctionnelle des tissus.

Ces différents procédés d'expérimentation ont permis de reconnaître des modifications des plus importantes du chimisme musculaire. Un muscle qui travaille devient acide, et son acidité, si on la mesure, peut, jusqu'à un certain point, renseigner sur l'intensité du travail accompli.

C'est Helmholtz d'abord, puis Du Bois Reymond en 1845, qui attirèrent l'attention des physiologistes sur ce changement de réaction. Cette acidité est due à l'acide lactique en grande partie (Liebig) et la téτανisation a pour influence de produire une acidité définie lorsque le muscle n'est plus irrigué par le sang. (Ranke.)

Certains auteurs, et notamment Heidenhaim, vont même jusqu'à conclure que l'acidité du muscle renseigne sur les transformations énergétiques du muscle. Il y aurait un rapport constant entre l'acidité du muscle et le travail mécanique produit. Ce fait fut confirmé encore par Gleiss, notamment, qui démontra qu'un muscle lent produit moins d'acide qu'un muscle rapide, toutes conditions de travail étant égales.

Cette notion si importante et actuellement admise comme démontrée fut cependant combattue par certains auteurs qui, loin de trouver une augmentation d'acidité, trouvèrent, au contraire, une certaine diminution. D'après des expériences faites sur le lapin et la grenouille, Warren et Astachewsky ont même

déduit que la quantité d'acide lactique diminuait lors du tétanos. Cependant le plus grand nombre des expérimentateurs ont toujours constaté une augmentation notable de l'acidité, et notamment Moleschott et Battistini ont trouvé que l'acidité du muscle au repos est à celle du muscle en état de travail comme 100 est à 130. L'acidité nous apparaît donc comme une conséquence du travail chimique du muscle. Elle est due non seulement à l'acide lactique comme l'avait déjà démontré Liebig, mais encore à l'acide phosphorique (sous forme de phosphate acide; Moleschott et Battistini) et à l'acide carbonique. La quantité d'acide carbonique dégagée par le muscle augmente, en effet, considérablement sous l'influence du travail. Ce fait a été démontré par les recherches nombreuses qui ont porté sur l'analyse de la respiration musculaire, et dont nous avons brièvement rendu compte.

L'expérience déjà ancienne de Matteucci montre d'une façon assez suggestive cette vérité : Un muscle est plongé dans de l'eau de chaux parfaitement limpide. Tant que l'organe est au repos, celle-ci reste claire, mais si l'on vient à provoquer un certain travail du muscle, on voit l'eau de chaux se troubler sous l'influence de l'anhydride carbonique dégagé, et formant au contact de la solution un carbonate de chaux insoluble.

Claude Bernard, en analysant le sang avant son entrée dans le muscle couturier du chien et après sa sortie, a constaté que la respiration du muscle varie dans de grandes proportions suivant l'état d'inertie, de repos ou de travail. Les résultats furent confirmés par nombre d'auteurs : Schöffner, Frey, Grüber et notamment par Chauveau et Kauffmann.

Sous ce rapport les expériences de ces deux derniers expérimentateurs sont tout à fait démonstratives. Elles furent faites sur les muscles releveur de la lèvre supérieure et masséter chez le cheval. Le travail provoqué, tout à fait physiologique, était la mastication et la préhension des aliments. Les prises de sang veineux et de sang artériel faites simultanément donnaient des résultats tout à fait comparables. Ces auteurs ont trouvé que le muscle au travail absorbe beaucoup d'oxygène et rejette plus d'anhydride carbonique qu'à l'état de repos. Dans leurs expé-

riences sur le masséter du cheval, ces auteurs ont trouvé comme résultat moyen les chiffres suivants :

A l'état de repos, le total de l'oxygène absorbé plus l'anhydride carbonique rejeté est de 20 cm³ 40 pour 100 cm³ de sang. Au travail il est de 23 cm³ 18. Sous l'influence du travail la circulation s'accélère ; il est nécessaire de multiplier ces chiffres par la quantité de sang écoulée en l'unité de temps, afin d'avoir une idée quantitative exacte de l'importance de la respiration intramusculaire. La circulation devenant trois fois plus intense, on a donc pour le muscle au travail

$$23 \text{ cm}^3 18 \times 3 = 69 \text{ cm}^3 54,$$

c'est-à-dire une respiration intra-tissulaire trois ou quatre fois plus intense.

Les expériences de Chauveau et de Kauffmann sur le releveur de la lèvre supérieure ont donné des résultats plus probants encore : L'accroissement de l'oxygène absorbé varie de 1 à 20 cm³ 21, et le volume de l'anhydride carbonique dégagé augmente dans le rapport de 1 à 35, 5 cm³.

Nous sommes donc en droit d'affirmer que le sang qui traverse un muscle en période de travail cède beaucoup plus d'oxygène et se charge d'une plus grande quantité d'anhydride carbonique qu'à l'état de repos.

Cette respiration intra-musculaire fut encore étudiée par la recherche des échanges gazeux qui se font entre le muscle détaché du corps et l'atmosphère gazeuse dans laquelle il se trouve confiné. Citons, notamment, les recherches de Spallanzani, Liebig, P. Bert. Ces expériences, quelque grossières qu'elles puissent paraître, rendent cependant bien compte de la nature des réactions du muscle au travail, car on voit la quantité d'oxygène absorbée et le volume d'anhydride carbonique rejeté, augmenter dans des proportions très nettes lorsque l'on provoque le travail du muscle. La mesure du travail chimique accompli est dans ce cas beaucoup plus dans la quantité d'oxygène absorbée que dans l'anhydride carbonique, rejeté, car ce dernier peut subir des modifications parfois importantes de la part de

réactions secondaires, étrangères au travail du muscle, telles que des fermentations par exemple.

L'importance des échanges gazeux entre le muscle et le sang qui l'irrigue a une répercussion très importante sur la valeur des échanges respiratoires pulmonaires. Tout le monde sait que le travail musculaire exagéré provoque des mouvements respiratoires plus rapides et plus amples. La course soutenue assez longtemps provoque une polypnée intense. Déjà Lavoisier, analysant les échanges respiratoires d'un homme à jeun, avait vu qu'à l'état de repos il absorbait 24 litres d'oxygène par heure, et que pendant un travail de quinze minutes équivalant à 1,467 kilogrammètres, la quantité d'oxygène absorbée s'élevait à 63 litres 1/2. Depuis lors ces faits furent confirmés par de nombreux auteurs, et les travaux qui étudient les modifications du quotient respiratoire sous l'influence du travail musculaire sont nombreux.

Les analyses qui furent faites de la substance de muscles symétriques au repos ou au travail ont donné des résultats importants.

Les matières albuminoïdes ne paraissent pas être grandement modifiées pendant la contraction musculaire. Cependant on retrouve dans le sang quittant le muscle et dans l'urine des personnes en travail musculaire, une plus grande quantité de produits de désintégration des albumines, tels que l'urée, l'ammoniaque (Slosse), la créatinine, l'acide phosphorique.

Parmi les matières non azotées, on a constaté que le muscle au repos accumule du glycogène, qu'au travail, il le perd (Cl. Bernard, Chauveau). Les graisses aussi s'accumulent dans le muscle au repos, disparaissent dans le muscle au travail. Enfin, les matières minérales du muscle subissent également différentes modifications. Ces dernières sont plutôt d'ordre physique et consistent en modifications de concentration. D'après Ganiska, un muscle fatigué a un pourcentage encore plus élevé, alors que l'ensemble des principes fixes diminue.

Le muscle qui travaille est donc le siège de réactions chimiques intenses et celles-ci se trouvent être caractérisées par l'augmentation de l'oxygène absorbé, correspondant à la disparition, dans

le muscle et le sang, de substances éminemment oxydables (hydrates de carbone) et à la présence dans le sang veineux d'une plus grande quantité d'anhydride carbonique et d'eau, produit d'oxydation de ces hydrates de carbone, en même temps qu'à la présence de produits de désintégration des albumines, tels que l'urée, l'ammoniaque, etc.

L'énergie libérée par ces réactions chimiques, et dont dépend l'activité musculaire, provient donc surtout d'un phénomène d'oxydation intra-tissulaire. Aux dépens de quelle substance cette oxydation se fait-elle plus spécialement? En un mot quelle est la substance énergétique particulière fournissant au muscle son énergie de travail?

Tel est le problème que nous allons maintenant aborder.

§ II. — *Du rôle des substances azotées dans la contraction musculaire.*

Pendant de nombreuses années on crut que la fonction musculaire utilisait essentiellement les matériaux albuminoïdes entrant dans la composition du muscle. C'était la théorie de Liebig (1847), et l'opinion de Pflüger, qui assignaient aux éléments azotés un rôle prépondérant dans la contraction musculaire.

Actuellement les expériences nombreuses qui ont été faites sur cette question démontrent que l'élément énergétique habituel du muscle n'est pas la substance albuminoïde. Par substance énergétique il faut entendre celle qui, apportée par le sang, perd définitivement une somme d'énergie équivalente au travail fourni, aux différentes formes d'énergies dégagées par le muscle au travail.

Nous pouvons résumer les résultats de ces expériences par la proposition suivante : Dans le cas du travail modéré, le muscle n'use pas ou presque pas d'albuminoïdes ; ces substances ne sont utilisées pour le travail musculaire que dans le cas du travail exagéré et prolongé ; et dans ces cas encore, elles ne peuvent à elles seules justifier de l'entièreté du travail accompli.

Voici quelques-unes des principales expériences qui démontrent cette proposition.

Nous rappelons, pour mémoire, la célèbre expérience de Fick et Wislicénus qui entreprirent l'ascension du Faulhorn en prenant la précaution de rechercher la quantité d'azote se trouvant dans leurs urines à différents moments de la journée. Bien que cette expérience n'ait pas été conduite d'une façon absolument rigoureuse, elle montre cependant clairement que les substances albuminoïdes qui furent utilisées ne peuvent, au point de vue énergétique, justifier de la totalité du travail accompli. En effet, Fick et Wislicénus avaient calculé que le travail accompli durant les six premières heures d'ascension était respectivement : pour le premier de 129,096 kilogrammètres et de 148,556 pour le second. Or les albuminoïdes dépensées pendant ces mêmes heures furent pour Fick de 20.62 grammes représentant 42,503 kilogrammètres, et de 19.47 grammes pour Wislicénus, soit 40,133 kilogrammètres. L'utilisation des albuminoïdes ne pouvait donc justifier que d'une faible part du travail que ces auteurs avaient fourni durant l'ascension.

Les recherches les plus intéressantes sur ce sujet sont certainement celles de Wolff et de ses élèves au laboratoire d'Hohenheim. Elles furent faites sur un cheval d'un poids moyen de 520 kilogrammes, lequel était soumis à un travail défini et évalué en kilogrammètres. Une expérience comportait cinq périodes de quinze jours chacune. L'alimentation fut constante et exactement la même pendant toute la durée des expériences. Les expérimentateurs reconnurent que dans la première période de quinze jours le travail étant évalué à 475,000 kilogrammètres, l'azote urinaire fut de 99 grammes. Dans une deuxième période, le travail ayant été élevé à 950,000 kilogrammètres, l'azote éliminé fut de 109 grammes. Ce qui fait une augmentation de 10 grammes dans l'élimination de l'azote coïncidant à une augmentation de travail évaluée à 475,000 kilogrammètres !

Dans une troisième période d'expérience où le travail fut élevé à 1,425,000 kilogrammètres, l'élimination d'azote fut de 116 gr. soit 17 grammes en plus pour un excédent de travail de 950,000 kilogrammètres.

On voit clairement par ces chiffres qu'il n'y a pas de relation mathématique perceptible entre le travail fourni par l'animal en expérience et l'excrétion de l'azote urinaire.

Chauveau et ses élèves ont également abordé le problème et, ils ont cherché à établir la courbe de l'excrétion de l'azote comparativement aux heures de repos et de travail de l'animal en expérience. Il résulte de leurs recherches que l'excrétion azotée suit la même marche et ne varie guère pendant les jours de travail et les jours de repos.

On a constaté encore que l'élimination azotée n'était pas diminuée pendant le sommeil, ni pendant la curation, bien que la tonicité musculaire dans les deux cas ait disparu.

Différents auteurs ont cherché la preuve de l'utilisation des albuminoïdes lors du travail musculaire, dans la présence dans le sang et dans les urines de produits de désintégration des albuminoïdes autres que l'urée, tels que la créatine, la créatinine, la xanthocréatinine (A. Gauthier).

Mais quels que soient la nature et le nombre des déchets azotés que l'on retrouve dans le sang ou l'urine, après le travail musculaire, jamais le pouvoir énergétique des albuminoïdes représentées par ces déchets n'arrive à justifier du travail fourni.

Les albuminoïdes n'interviennent manifestement que dans le cas du travail exagéré, menant jusqu'à la fatigue, ou encore dans le cas spécial d'une alimentation insuffisante.

Les expériences de Kellner à Hohenheim le démontrent d'une façon décisive. L'animal en expérience, un cheval, fut soumis à des périodes successives de trois ou quatre semaines, à un travail quotidien de plus en plus fort, alors que sa ration alimentaire restait constante. Cet expérimentateur constata que lors du travail le plus excessif, l'augmentation de l'azote urinaire fut de 35.7 grammes, en regard d'un accroissement de travail évalué à 1,616,000 kgm. L'énergie représentée par les 35.7 grammes d'azote équivalant à la destruction de 223,125 grammes d'albumine peut être évalué à 461,125 kgm. La part de l'albumine dans la production du travail fut donc, dans cette expérience, de 28 %,

soit un peu plus du quart (1). Ces chiffres se rapportent au point maximum du travail de l'expérience de Kellner. Et à ce moment l'équivalent chimique du travail produit ne put être retrouvé ni dans la ration alimentaire, ni dans l'albumine dépensée en excès. Il y eut perte de poids assez considérable de l'animal. En toute vraisemblance à ce moment le potentiel chimique dépensé pour la production du travail fut trouvé dans les graisses de l'organisme. C'est, en effet, une loi de physiologie que lorsque la ration alimentaire devient insuffisante, le supplément d'énergie nécessaire à la production de l'excédent de travail est fourni par les graisses. Si donc dans l'expérience que nous avons relatée, il y eut utilisation des albuminoïdes au cours du travail musculaire, rien ne prouve cependant encore qu'elles furent employées directement comme sources d'énergie potentielle du travail accompli, plutôt que comme éléments plastiques devant servir à la rénovation de la matière musculaire ; rénovation évidemment accélérée par suite des conditions anormales dans lesquelles se trouvait l'animal, durant l'expérience. De nombreux auteurs et notamment Hirschfeld, Munck, Grandeau, Leclerc, etc. confirmèrent les résultats obtenus par Kellner.

On essaya encore d'évaluer la part prise par les matières protéiques au fonctionnement du muscle, en dosant la quantité d'ammoniaque qui se forme dans le muscle, au travail. Cette question a fait l'objet de recherches poursuivies pendant plusieurs années par Slosse à l'Institut Solvay. (Physiologie, Bruxelles.)

Les variations de la quantité d'ammoniaque que renferme un tissu de l'économie, peuvent servir, en effet, de critérium du catabolisme de l'albumine dans ce tissu. Les recherches des chimistes, tels que Drechsel, Hlasiwetz, Habermann, Bernert,

(1) On ne pourrait dire cependant que cette part de 28 p. c. soit due uniquement à l'albumine dépensée par le travail musculaire : la modification apportée à la circulation par le fait même du travail musculaire implique une participation possible de tous les organes à la surproduction de l'azote urinaire ; le fait que cette surproduction est légère alors même que le travail est excessif prouve bien qu'il ne faut pas chercher à établir une équation entre l'albumine consommée et le travail produit.

Zoja, etc., montrent que la mise en liberté d'une certaine quantité d'ammoniaque accompagne toujours tout processus d'attaque de l'albumine pratiqué « in vitro ». D'autres, tels que Salaskin et Dzierzgowski, Neñcki et Pawlow, ont montré qu'il est justifié d'admettre qu'il en est de même dans l'organisme, lorsque de l'albumine s'y désagrège.

Slosse a donc recherché quelles variations, le pour cent d'ammoniaque contenu normalement dans le sang ou les muscles d'un animal subissait lorsqu'on venait à provoquer un travail musculaire intense, chez l'animal en expérience. Il fit dans ce cas quatre séries d'expériences. Dans la première il chercha à établir quelle est la teneur en ammoniaque, 1° du sang artériel, 2° du sang veineux, 3° du muscle, chez le chien normal. Dans la seconde série, il fit la même recherche chez des chiens mis en tétanos par injections cutanées de sulfate de strychnine. Dans la troisième série, il pratiqua les mêmes recherches sur des chiens mis en tétanos par excitation de la moëlle au moyen d'un courant induit interrompu. La quatrième série comporta les mêmes recherches chez des chiens currarisés. Dans toutes ses analyses, il opéra sur les muscles frais et sur le sang immédiatement après qu'il eût été recueilli. Il parvint ainsi à constater un dégagement d'ammoniaque sérieux, corrélatif du fonctionnement musculaire.

Nous reproduisons ici textuellement ses conclusions :

« Il est un point sur lequel nous pouvons dès maintenant nous prononcer : La production de l'ammoniaque nous paraît en relation directe avec l'acte de contraction musculaire.

« Ainsi s'établit un parallélisme entre le processus de la contraction et le processus de la production d'ammoniaque ; celle-ci est à son maximum dans l'intoxication currarique, alors que le tonus musculaire et le tonus chimique des muscles sont absolument réduits ; elle atteint sa valeur moyenne pendant que le tonus chimique persiste ; enfin la production d'ammoniaque est au maximum dans le muscle tétanisé par excitation médullaire, c'est-à-dire au maximum de la contraction.

« Tels sont les faits que nous croyons pouvoir considérer comme établis par nos expériences. Sans doute, ils n'autorisent

« pas à eux seuls des conclusions générales sur la nature intime
« du processus chimique qui accompagne la contraction muscu-
« laire, mais ils corroborent cependant l'opinion des physiolo-
« gistes qui font intervenir les matières protéiques dans ce
« processus. »

Comme on le voit, l'accord des physiologistes n'est pas parfait sur le point de savoir si les substances protéiques ont un rôle important dans le phénomène de la contraction musculaire.

Il nous paraît cependant que l'on peut admettre, ainsi que le montrent des expériences de Slosse, une participation des albuminoïdes dans le métabolisme fonctionnel du muscle. Mais comme la quantité d'albuminoïdes représentées par les matériaux de déchet que l'on retrouve dans le sang ou l'urine des animaux en expérience ne représente jamais au point de vue énergétique l'équivalent du travail mécanique fourni, nous nous croyons autorisé à dire que le muscle n'emprunte pas aux matières protéiques l'énergie qu'il dépense, que les albumines ne sont pas la substance énergétique propre du muscle.

Dans notre pensée, si le muscle en fonctionnement consomme des albuminoïdes, celles-ci nous apparaissent plutôt comme étant l'élément réparateur du tissu, ou élément plastique fournissant l'énergie de constitution, par opposition aux hydrades de carbone qui fournissent l'énergie indispensable au fonctionnement musculaire, ou énergie de consommation.

Au surplus, nous devons admettre qu'il y a un « ordre de marche » dans la consommation des matériaux disponibles auxquels le muscle emprunte son énergie. Les matériaux les plus oxydables, les plus facilement combustibles, s'offrent naturellement et parmi eux le glycogène est l'élément préféré.

Les matériaux gras ou les albuminoïdes n'interviendraient que comme une réserve dont la participation s'accuserait dans le travail exagéré ou épuisant, lorsque le glycogène fait défaut.

Ce serait sortir des limites du problème énergétique proprement dit que de discuter ici plus longuement cette question.

§ III. — *L'énergie chimique du muscle est fournie principalement par l'oxydation des hydrates de carbone.*

L'analyse chimique du muscle strié a révélé la présence dans cet organe d'une certaine quantité d'hydrate de carbone et notamment de glycogène.

C'est Sanson en 1857, puis Claude Bernard en 1859, qui montrèrent pour la première fois l'existence normale de cet élément dans le muscle.

On a pu, depuis lors, se rendre compte de l'importance fonctionnelle du glycogène par différentes méthodes et notamment par l'analyse chimique du muscle, du sang qui l'irrigue, et par les variations du quotient respiratoire.

En 1859, Cl. Bernard constata que la quantité de glycogène était moindre dans un muscle qui vient de travailler, que dans le muscle au repos.

Weiss montra en 1871 que lorsque l'on tétanise un muscle jusqu'à épuisement, la proportion de glycogène diminue jusqu'à 25 et 50 p. c. de la quantité totale.

Ces constatations furent confirmées par Marcuse, Krauss, Moritz, Werther, etc.

Des constatations très intéressantes furent faites par Grothe, notamment. Il constata que les muscles les plus rapides, tels par exemple les muscles des pattes du poulet, consomment beaucoup plus de glycogène que les muscles lents et peu actifs comme les muscles de l'aile du même animal.

Si l'on sectionne le nerf moteur d'un muscle, on voit celui-ci s'enrichir en glycogène par comparaison au muscle symétrique resté actif. Si on anémie un muscle par ligature de ses artères, le glycogène se dépense sans pouvoir se renouveler, et l'on peut ainsi, en prolongeant l'expérience, priver complètement un muscle de son glycogène (Chandelon).

Le glycogène disparaît donc dans le muscle qui travaille ; il s'y accumule au contraire pendant le repos.

Morat et Dufour ont pu mettre en évidence la grandeur de la dépense glycogénique par un travail musculaire excessif. Ils provoquent l'anémie dans les muscles des pattes postérieures du

chien en ligaturant l'aorte dorsale. Les nerfs cruraux des deux membres sont mis à nu et sectionnés. On a ainsi deux groupes de muscles symétriques à l'état inerte. Si par des excitations électriques on provoque le travail d'un groupement musculaire jusqu'à épuisement complet, on aura une idée de l'utilisation du glycogène, en recherchant la quantité de ce corps dans les muscles soumis au travail et dans les muscles symétriques restés inertes et servant de témoins. Ils ont trouvé que dans ce cas la dépense glycogénique peut s'élever jusqu'à 80 p. c. du glycogène emmagasiné au début de l'expérience. La réparation du glycogène épuisé se fait très rapidement, aussitôt que la circulation est rétablie, aux dépens du glucose du sang. Cette réparation est parfois exceptionnelle et l'on peut considérer un muscle épuisé comme véritablement affamé de glycogène.

Si l'on dose le glucose du sang artériel et veineux qui irrigue un muscle en état de repos ou de travail, on pourra connaître la grandeur de l'utilisation du glycogène par le muscle. C'est la méthode qu'ont suivie notamment Chauveau et Kauffman dans leurs expériences faites sur le masséter et le releveur de la lèvre supérieure chez le cheval. Mais ils n'ont pas borné leurs investigations à la simple constatation numérique du glucose utilisé en un temps donné ; ils ont essayé d'évaluer le rapport qui existe entre la consommation du glycogène du muscle et l'intensité de la respiration musculaire exprimée par la quantité d'oxygène absorbée, et d'anhydride carbonique rejetée. Dans les expériences qu'ils firent sur le muscle masséter, la relation est évidente : la quantité de sucre empruntée au sang et la quantité dépensée par le muscle furent proportionnelles à l'intensité de la respiration musculaire. La quantité de sucre utilisée augmente dans le même rapport que l'accroissement de l'anhydride carbonique rejeté.

L'énergie du muscle est donc fournie principalement par l'oxydation, de préférence sinon totalement, du glycogène. Ce n'est pas que l'oxygène et le glucose réagissent l'un sur l'autre directement, et l'on ne doit pas imaginer ici une simple combustion : il y a des produits intermédiaires qui restent à définir.

L'étude des variations du quotient respiratoire montre aussi

que l'élément primordial, qui, dans le muscle, libère l'énergie nécessaire au travail, est un hydrate de carbone.

En effet, pendant le travail musculaire le quotient respiratoire augmente et dans certains cas se rapproche de l'unité, exprimant ainsi une consommation d'éléments hydro-carbonés.

Le muscle a donc pour substance énergétique principale le glycogène qu'il forme aux dépens du glucose du sang.

§ IV. — *Du rôle des graisses dans la fonction musculaire.*

Pour justifier l'assertion que nous avons émise plus haut, il importe de montrer que la graisse peut, au moins dans certains cas, intervenir également dans la fourniture du combustible musculaire.

Si on tétanise les muscles d'une grenouille dont on a arrêté la circulation, au bout d'un certain temps, on ne retrouve plus de graisse dans les muscles : l'acide osmique ne donne plus sa réaction caractéristique. Inversement, si par la curarisation on empêche tout fonctionnement du muscle, la graisse s'y accumule comme on le démontre par le même réactif.

A cette preuve directe s'ajoute une démonstration indirecte, ou une indication tirée de ce qui se passe chez l'animal en inanition. On sait que lorsqu'on soumet un chien inanitié à un travail assez fort, le glycogène du foie et des muscles disparaît dans les premiers jours ; si les jours suivants l'animal étant toujours à jeun, on le force à travailler et si on dose l'azote des urines, on voit que le travail use des albuminoïdes mais en quantité insuffisante pour justifier du travail accompli. Il semble donc bien dans ce cas que l'excédent de travail ait nécessité l'emprunt des graisses de l'animal.

Bien d'autres expériences démontrent l'intervention possible des substances grasses dans la production du travail musculaire. Toutes montrent ce même résultat : les graisses interviennent manifestement dans le cas du travail forcé, ou lorsque l'animal est inanitié et que les réserves en hydrate de carbone, en glycogène notamment, ont été dépensées.

CONCLUSION

Le muscle trouve l'énergie chimique dont il a besoin pour son travail dans l'oxydation des hydrates de carbone que lui apporte le sang, et notamment du glycogène. Les graisses et les substances albuminoïdes n'interviennent vraisemblablement que secondairement lorsque le travail est forcé ou que l'alimentation est insuffisante en hydrate de carbone.

Le glycogène nous apparaît donc comme la substance énergétique immédiate du travail musculaire accompli dans les conditions physiologiques normales. L'énergie potentielle accumulée dans le muscle sous forme de glycogène est mise en liberté et devient énergie actuelle sous l'action de l'oxydation de ce corps.

Cette énergie se révèle à nous sous trois formes que nous savons être : énergie mécanique (contraction), énergie thermique, énergie électrique.

CHAPITRE III

LES ÉNERGIES ACTUELLES DU MUSCLE

§ I. — *La contraction, énergie mécanique.*

La contraction est l'extériorisation sous forme d'énergie mécanique d'une certaine partie de l'énergie mise en liberté par le travail intérieur du muscle. Elle est caractérisée par le raccourcissement de la longueur du muscle et l'augmentation de son épaisseur, le volume restant constant.

La contraction est influencée par toutes les causes qui font varier l'excitabilité du muscle, c'est-à-dire qui influencent le travail intérieur dont dépend la mise en liberté d'une plus ou moins grande quantité d'énergie.

Nous n'insisterons pas sur les différentes formes de la contraction musculaire, ces données étant élémentaires. Nous rappellerons seulement que toute contraction musculaire se compose de trois périodes : temps de latence ou d'énergie latente ; période de

raccourcissement ou d'énergie croissante ; période de relâchement ou d'énergie décroissante.

Ces trois caractères de la contraction sont importants, car ils sont en relation directe avec la grandeur de l'énergie dégagée par le travail intérieur du muscle consécutif à l'excitation. Au point de vue énergétique, nous noterons que la période d'énergie latente augmente avec le poids tenseur, c'est-à-dire que la quantité d'énergie qui doit être libérée par le travail intérieur du muscle est d'autant plus grande que le travail mécanique à effectuer est plus important. Il en est de même dans de certaines limites pour la période d'énergie croissante.

L'amplitude de la seconde, ou valeur du raccourcissement musculaire, est fonction de l'énergie dégagée sous l'influence de l'excitation, à laquelle elle est, du reste, proportionnelle dans de certaines limites.

Elle varie aussi suivant le travail mécanique à produire : On a, en effet, constaté que le raccourcissement dans la contraction augmente avec le poids du mobile à soulever jusqu'à un optimum après lequel il diminue suivant que le poids tenseur augmente de plus en plus. Lorsque le muscle se contracte sans produire de travail mécanique, son raccourcissement, pour une même excitation, est moindre, et dans ce cas la part d'énergie qui aurait été affectée à la production du travail mécanique se dégage sous forme de chaleur.

§ II. — *Energie thermique du muscle.*

Le muscle qui se contracte dégage de la chaleur.

Lors de l'exercice musculaire normal, la température du creux axillaire peut s'élever de 1 degré (Davy), et Wunderlich affirme même avoir constaté une température axillaire de 39°5 chez un coureur qui venait d'accomplir une course violente et prolongée.

En physiologie, on a pu se rendre compte du dégagement de la chaleur musculaire au moyen de thermomètres très sensibles ou de sondes thermo-électriques.

Becquerel et Breschet, en 1835, enfoncent une aiguille thermo électrique dans le biceps d'un homme, et constatent une élévation

de température de plus d'un degré lorsque cet homme vient à faire des mouvements du bras.

Beclard et Chauveau confirmèrent plus tard ces résultats en se servant de thermomètres très sensibles appliqués en dessous de la peau.

Helmholtz vérifia également les données de Becquerel et de Breschet, mais en expérimentant sur la grenouille, animal à sang froid, ce qui écartait d'emblée la principale objection opposée aux expériences faites sur l'homme, chez lequel une variation de la circulation du muscle devait amener une différence notable de température.

Beclard et Heidenhaim reprirent les expériences de Helmholtz, confirmèrent ses résultats, et Heidenhaim constata qu'une seule secousse musculaire du muscle gastro-cnémien peut entraîner un échauffement de 1 à 5 centièmes de degré.

De nombreux auteurs ont également fait des recherches analogues : tous les résultats concordent : la contraction musculaire est accompagnée d'un dégagement de chaleur.

La substance énergétique principale utilisée par le muscle est un hydrate de carbone : le glycogène. La disparition de ce corps, dans le sang, coïncide avec l'absorption d'oxygène et le dégagement d'anhydride carbonique en quantités proportionnelles.

Laulanié a constaté que sous l'influence d'un travail provoqué par des excitations électriques, les courbes de l'oxygène absorbé et de la chaleur produite s'élèvent ensemble et suivent la même marche.

On a constaté également que la production de chaleur augmente corrélativement à la quantité d'anhydride carbonique dégagée.

L'énergie dont le muscle a besoin pour son fonctionnement provient donc en grande partie de l'oxydation du glycogène. Cette énergie, il peut la transformer en partie en énergie mécanique ; nous savons maintenant qu'il en transforme une autre partie en énergie thermique. Ces deux énergies sont liées l'une à l'autre par un rapport constant. L'une augmente au détriment de l'autre : un muscle qui produit du travail mécanique dégage moins de chaleur que celui qui se contracte à vide.

Cette dernière proposition est démontrée par les recherches de Chauveau et Kauffmann. Ils cherchent d'abord à évaluer le coefficient d'échauffement d'un muscle en fonctionnement stérile. Ils choisissent deux muscles symétriques : les releveurs de la lèvre supérieure du cheval. L'un est laissé au repos par section de son nerf moteur, l'autre ayant son tendon coupé se contracte à vide. La température est recherchée au moyen de couples thermo-électriques plantés directement dans les muscles. Lorsque le muscle se contracte à vide, Chauveau et Kauffmann constatent un dégagement de chaleur égale à 0.07285 calorie, soit par minute et pour 1 kilogramme de muscle 0.323 calorie. Lorsque le même muscle est obligé de produire un travail mécanique déterminé, il ne dégage plus que 0.0651 calorie, soit pour une minute et pour un kilogramme de muscle 0.289 calorie.

Le travail mécanique du muscle absorbe donc de la chaleur, ou plus exactement le travail mécanique détourne pour sa production une certaine quantité de l'énergie chimique initiale qui aurait été dégagée sous forme de chaleur si le fonctionnement du muscle eût été stérile. Il procède donc simultanément avec l'énergie thermique du muscle d'une même source d'énergie chimique, formant un tout dans lequel l'énergie thermique dégagée sera d'autant plus réduite que le travail mécanique produit sera plus conséquent.

§ III. — *Energie électrique, troisième forme d'énergie actuelle du muscle.*

Matteucci, le premier, puis Du Bois Reymond démontrèrent que le muscle au repos est le siège d'un courant électrique d'une force électromotrice de 0.05 à 0.08 élément Daniel (chez le muscle de grenouille). Ce dégagement d'électricité, appelé courant de repos, fut étudié par de nombreux auteurs, et l'on constata qu'une des causes de ce dégagement était la mutilation presque toujours nécessaire, que l'on faisait subir au muscle pour pouvoir le constater. D'où le nom de courant de démarcation ou encore d'altération qui lui fut donné ensuite. Quoi qu'il en soit, l'existence de cette énergie électrique, dégagée par le muscle

au repos, est intimement liée à la vitalité du muscle. Elle est certainement l'expression du métabolisme musculaire au repos. En effet, le courant de repos est susceptible de varier suivant l'action des divers facteurs qui influencent l'excitabilité du muscle. C'est ainsi que la chaleur augmente son intensité jusqu'à un optimum, après lequel cette intensité diminue jusqu'à tomber à zéro, lorsque la chaleur a tué le muscle.

Tout autre est l'énergie électrique dégagée pendant le travail musculaire. Si, en effet, on place des électrodes sur la surface d'un muscle sans le léser, et si on l'excite soit par son nerf moteur, soit directement, on constate une forte déviation de l'aiguille du galvanomètre, exprimant la présence d'un courant électrique. C'est le courant d'action du muscle. Il fut également étudié pour la première fois par Matteucci puis par Du Bois Reymond sous le nom de variation négative.

Au point de vue énergétique, ce courant a une importance très grande, car il se révèle à nous comme étant une manifestation du travail physico-chimique intérieur qui libère l'énergie utile à la contraction musculaire. En effet, le courant d'action prend naissance au moment même où ce travail intérieur se fait, c'est-à-dire immédiatement après l'excitation et avant la contraction qui est le résultat final de ce travail. Cela fut démontré notamment par Helmholtz, Bezold, Bernstein, Hermann, etc. D'après ces auteurs, non seulement le courant d'action se fait immédiatement après l'excitation, mais s'achève encore avant que ne débute la contraction. Ceci n'est pas tout à fait exact, et depuis Burdon-Sanderson, on sait que le courant d'action débutant immédiatement après l'excitation, accompagne cependant la contraction, ayant la même forme, la même vitesse, et une intensité proportionnelle à celle-ci.

Il varie également suivant les facteurs qui influencent l'excitabilité et la force de contraction du muscle, la fatigue par exemple ; et, chose plus importante pour le point de vue auquel nous nous plaçons, il est influencé par le travail mécanique que doit produire le muscle. En effet, son intensité est, dans de certaines limites, proportionnelle au poids tenseur du muscle.

CHAPITRE IV

CYCLE ÉNERGÉTIQUE DU MUSCLE

VALEURS COMPARÉES DES DIFFÉRENTES ÉNERGIES ACTUELLES MUSCULAIRES
LEUR ÉQUIVALENCE ET LEUR LOCALISATION DANS LE TEMPS

Le muscle en fonction émet différentes modalités d'énergie que nous avons vu être : énergie chimique, mécanique, électrique et calorique.

Si la loi de la conservation de l'énergie est applicable à la physiologie du muscle, il faut que, dans les différentes conditions du fonctionnement normal de cet organe, ces modalités énergétiques soient transformables les unes dans les autres selon les formules établies en thermodynamique.

Il est particulièrement intéressant à ce point de vue de considérer ce qui se passe dans :

- 1° la contraction statique, de soutien ou encore tétanique dans laquelle le travail extérieur est égal à zéro ;
- 2° la contraction dynamique fournissant du travail extérieur.

§ I. — *L'énergétique envisagée dans la contraction statique.*

La contraction statique consiste en un état de contraction durable pendant un certain temps, et ayant pour effet de soutenir un poids par exemple. Dans ces conditions il n'y a pas de travail mécanique apparent produit, et la part d'énergie chimique qui devrait être transformée en énergie mécanique se dégage sous une autre forme.

L'expérience démontre que dans ce cas, l'absence de travail mécanique extérieur entraîne dans le muscle une activité plus grande du travail intérieur, dont l'énergie actuelle nous apparaîtrait entièrement sous forme de chaleur.

Les équations énergétiques du muscle en contraction statique sont donc :

Énergie chimique potentielle initiale = travail intérieur
= énergie chaleur finale.

Ces différents états de transformation sont liés les uns aux autres par des rapports constants. Le travail physiologique et par conséquent l'énergie chaleur qui en dépend, varient dans de grandes proportions suivant deux facteurs qui, dans la contraction statique, représentent en puissance le travail mécanique qui s'extérioriserait si la contraction était dynamique :

- 1° la grandeur de la résistance (valeur de la charge) ;
- 2° la grandeur de la déformation musculaire (valeur du raccourcissement).

Ces variations sont liées par des rapports constants aux modifications apportées dans l'état de ces deux facteurs. On a pu s'en rendre compte par les procédés suivants :

On peut vérifier par l'analyse chimique les modifications qui surviennent dans l'absorption de l'oxygène et le dégagement d'anhydride carbonique qui se font corrélativement au travail statique d'un muscle, et avoir ainsi une idée suffisamment exacte du sens des variations subies par le travail physiologique du muscle.

On peut encore s'en rendre compte par la mesure des variations de la chaleur dégagée dans les différentes conditions d'expérimentation.

Chauveau et Tissot ont étudié cette question par l'analyse des gaz de la respiration. Ceux-ci étaient recueillis par un appareil adapté aux narines du sujet en expérience. Une charge connue était maintenue à une hauteur déterminée par le fléchissement de l'avant-bras sur le bras. Le raccourcissement des muscles était mesuré par l'angle de flexion. La mesure des échanges fut faite pendant le même temps pour la contraction statique et pour le repos.

Ces auteurs, après des expériences nombreuses et minutieusement faites, sont arrivés à des résultats précis, qu'ils ont énoncés sous forme des lois suivantes :

- 1° Lorsque le muscle est maintenu en un état de raccourcissement constant, si l'on vient à varier la valeur de la charge, on constate que la dépense chimique correspondante (mesure du travail physiologique par la grandeur des échanges respiratoires) est proportionnelle à la valeur de ces charges ;

2° Inversement, si le muscle soutenant le même poids constant, on fait varier la valeur du raccourcissement, on constate que la dépense chimique est proportionnelle au degré du raccourcissement.

Ces résultats concordent parfaitement avec les faits apportés par d'autres expérimentateurs.

C'est ainsi que Johansson et Gunner Koraen ont constaté que dans le cas de contraction statique, la quantité d'anhydride carbonique dégagée en excès croît proportionnellement à la durée de la contraction, en de certaines limites, tout au moins tant qu'il n'y a pas encore fatigue du muscle. Lorsque celle-ci apparaît, on constate que ce dégagement s'accroît de plus en plus vite. Ils constatèrent aussi que le dégagement d'anhydride carbonique augmentait proportionnellement avec le degré de raccourcissement du muscle. D'autres auteurs, tels que Bornstein, Ott, Garten, Zuntz, Loewy, etc. confirmèrent ces résultats.

Pour compléter l'équation énergétique, il doit être possible de démontrer que le travail physiologique ne se libérant pas sous forme d'énergie mécanique s'extériorise proportionnellement sous forme de chaleur.

L'expérience nous montre, en effet, que la chaleur dégagée en un temps donné pendant la contraction statique est proportionnelle d'une part au degré de raccourcissement du muscle et d'autre part à la valeur de la charge. Elle est donc, tout comme la dépense chimique effectuée dans ce cas, proportionnelle au produit de ces deux quantités.

Les expériences qui démontrent cette assertion sont d'une difficulté très grande et c'est grâce aux efforts de chercheurs tels que Cl. Bernard, Heidenhaim, Fick, Chauveau et ses élèves, Brissaud, Meyerstein, Thiry et bien d'autres encore, que la science peut considérer comme vérité acquise, la loi de proportionnalité que nous venons d'énoncer.

§ II. — *L'énergétique dans la contraction dynamique.*

La contraction dynamique correspond à la secousse ou contraction élémentaire du muscle. Pendant la période d'énergie

croissante ou de raccourcissement, le muscle produit du travail mécanique positif. Pendant la période décroissante ou de relâchement, il y a production de travail négatif.

L'expérience a démontré que dans la contraction dynamique le dégagement de chaleur suit les mêmes lois que dans la contraction statique, c'est-à-dire qu'il est proportionnel au produit du raccourcissement musculaire par la valeur de la charge. L'équivalence de l'énergie-chaleur dégagée lors de la contraction dynamique d'avec le travail mécanique produit a été démontrée notamment par Chauveau et Kauffman. Nous avons signalé plus haut que lors du fonctionnement du muscle, lorsqu'il y a production de travail mécanique, ce dernier se fait aux dépens de l'énergie chimique qui aurait été dégagée sous forme d'énergie chaleur dans le fonctionnement musculaire sans production de travail mécanique. Cela est démontré par l'expérience de ces auteurs que nous résumons ici rapidement.

Chauveau et Kauffmann, en étudiant la quantité de chaleur émise par le muscle releveur de la lèvre supérieure du cheval, ont constaté par les mesures thermiques du sang artériel et veineux que la valeur de cet échauffement s'élevait à 0.323 calorie pour une minute et un kilogramme de muscle, lorsque celui-ci se contractait à vide. Ils ont vu au contraire que lorsqu'ils obligeaient le muscle à produire du travail mécanique, l'échauffement pour un kilogramme de muscle et pour une minute n'était plus que de 0.289 calorie.

Ils ont conclu que le travail mécanique produit a provoqué une absorption ou plus exactement un non-dégagement de chaleur équivalant à 0.034 calorie.

Tel est le fait expérimental acquis.

Dans une expérience suivante, Chauveau et Kauffmann cherchèrent à évaluer le plus exactement possible le travail mécanique produit, et connaissant la valeur de celui-ci, ils calculèrent théoriquement le nombre de calories qui devait y correspondre. Ils trouvèrent des chiffres correspondant au précédent : 0.031, chiffre théorique et 0.034, chiffre expérimental.

Cette expérience est très intéressante car elle montre, au cours du fonctionnement musculaire, l'équivalence des énergies méca-

nique et thermique ; elle est la démonstration expérimentale de l'application de la loi de la conservation de l'énergie dans les différents modes du fonctionnement musculaire.

Les lois principales de la thermo-dynamique musculaire, telles qu'elles se dégagent des faits expérimentaux sont les suivantes :

- 1° Le muscle qui se contracte dégage toujours de la chaleur ;
- 2° Lorsqu'il y a travail mécanique extérieur produit, le dégagement de chaleur est moindre que lorsque le muscle ne produit pas de travail mécanique ;
- 3° La chaleur dégagée par la contraction musculaire varie dans le même sens que la résistance qui lui est opposée. Elle est proportionnelle au degré de contraction ou de raccourcissement d'une part et proportionnelle à la valeur de la charge d'autre part ;
- 4° Lorsqu'un muscle en fonction commence à se fatiguer, la quantité de chaleur dégagée diminue plus rapidement que la quantité de travail mécanique produite.

Cette dernière loi est des plus importantes car elle est l'expression d'une économie d'énergie se faisant au sein du moteur musculaire sous l'action de la fatigue naissante. En effet, si dans ce cas la quantité de chaleur dégagée diminue plus vite que le travail mécanique produit, c'est parce que celui-ci utilise une partie de l'énergie chimique qui, antérieurement, se dégageait sous forme de chaleur. Il n'est donc pas exact de dire que le travail mécanique se produit aux dépens de l'énergie calorifique, celle-ci nous apparaît comme étant le reliquat d'une énergie chimique non utilisée pour la production du travail mécanique.

§ III. — *Localisation dans le temps des énergies actuelles du muscle.*

Nous avons vu que l'énergie chimique potentielle accumulée dans le protoplasma de la cellule musculaire et ayant pour substrat les matériaux chimiques qui lui sont apportés par le sang, peut à un moment donné, sous l'influence du phénomène de l'excitation, se transformer en différentes formes d'énergies actuelles dont la somme lui est équivalente.

De quelle manière apparaissent dans le temps ces différentes énergies actuelles, que nous avons vu être : énergie mécanique, énergie thermique, énergie électrique.

Pour résoudre ce problème, il est nécessaire que nous rappelions qu'entre l'excitation et la contraction musculaire, il y a un espace de temps appelé période d'excitation latente ou encore d'énergie latente. C'est pendant cette période que se fait le travail physiologique intérieur, c'est-à-dire les réactions physico-chimiques qui ont pour but de transformer l'énergie chimique potentielle en énergies actuelles.

La première d'entre celles-ci qui apparaît est l'énergie électrique. Celle-ci s'extériorise, en effet, pendant la période d'énergie latente et se continue pendant la contraction dont elle épouse la forme et la vitesse. Cette énergie électrique subit les mêmes influences que la période d'énergie latente ; en effet, nous savons que celle-ci augmente lorsque la charge à soulever s'accroît, qu'elle diminue lorsque le muscle produit le moins de travail mécanique, qu'elle est la plus petite lorsque cet organe ne produit pas de travail mécanique. Or l'énergie électrique varie dans le même sens. L'intensité du courant d'action augmente lorsque s'accroît la valeur de la charge ; elle augmente encore suivant que la contraction est plus ou moins intense, c'est-à-dire que le travail mécanique est plus fort. Lorsque le muscle se fatigue, on assiste à la disparition graduelle des énergies actuelles du muscle dans l'ordre suivant : énergie chaleur, énergie mécanique, enfin en tout dernier lieu, énergie électrique. Ces différentes constatations nous font connaître la signification et la place dans le temps que doit avoir le courant d'action.

N'étant pas diminué lorsque le travail mécanique est plus grand, bien au contraire devenant d'une intensité plus grande dans ce cas, dont la grandeur correspond à celle du travail physiologique intérieur, il nous apparaît comme étant une forme d'énergie actuelle, intermédiaire entre l'énergie chimique potentielle initiale et les énergies mécanique et thermique finales.

CONCLUSION FINALE

Les expériences faites pour déchiffrer l'énigme physiologique de la fonction musculaire sont nombreuses. Si elle^s ont présenté de grandes difficultés, celles-ci n'ont pas été telles que le problème essentiel n'ait été résolu : en effet, nul ne peut prétendre désormais que le muscle emprunte son énergie à quelque force spéciale et mystérieuse ; l'étude du travail des muscles a donné la plus éclatante démonstration de la loi de la conservation de l'énergie chez l'animal et chez l'homme. Le mouvement chez les êtres organisés est donc sous la dépendance de cette même loi universelle qui domine le monde inorganique.

LIVRE II.

**Le problème énergétique envisagé au point de vue
du travail intellectuel.**

La loi de la conservation de l'énergie s'applique au monde organique aussi bien qu'à la nature inanimée.

Le fonctionnement des organes de la vie végétative et tout spécialement l'étude de la fonction musculaire peuvent servir de démonstration à cette proposition.

S'applique-t-elle également à la fonction cérébrale ? Peut-on dire que le travail intellectuel possède un équivalent chimique, qu'il est la forme d'énergie actuelle finale mise en œuvre dans le cerveau aux dépens d'une énergie chimique potentielle initiale ?

La réponse ne fait pour nous aucun doute : Le travail intellectuel a un équivalent chimique.

Cette vérité est démontrée nettement par les travaux nombreux qui se sont succédé depuis un quart de siècle.

Quelques penseurs voulant pousser plus loin leurs recherches se sont demandé de quelle nature était la réaction chimique de la cellule cérébrale et sont arrivés à l'envisager comme étant de nature « auto-catalysatrice ». C'est la conception d'Ernest Solvay et c'est aussi nettement la conclusion des recherches de T. Brailsford Robertson. Nous citons, à titre documentaire, la conclusion principale de cet auteur : « Nous sommes arrivé
« à la conclusion que les processus sur lesquels repose l'activité
« des cellules nerveuses sont de la nature des réactions chi-
« miques auto-catalytiques, dans lesquelles un des produits de
« la réaction est le catalysateur et de plus que ce sont probable-
« ment des auto-oxydations. »

Sans vouloir entrer dans la discussion d'hypothèses poussant aussi loin le problème, nous allons examiner rapidement quels sont les arguments qui nous font dire qu'il existe un équivalent chimique du travail cérébral.

On peut considérer comme acquis actuellement :

1° Que le travail intellectuel est une riposte aux excitations incessantes qui parviennent à notre cerveau par les organes des sens périphériques. Ces excitations sont : ou immédiates (impressions sensibles enregistrées et conservées par la « mémoire » depuis notre naissance) ou immédiates (impressions de tous les instants arrivant au cortex et s'y élaborant) ;

2° Que le travail intellectuel correspond à des phénomènes physico-chimiques se passant dans le protoplasma des neurones et que par comparaison avec ce qui se passe dans le travail musculaire, on pourrait appeler travail intérieur ou physiologique du cerveau.

CHAPITRE I^{er}

LE TRAVAIL INTELLECTUEL, L'INTELLIGENCE DÉPEND ENTIÈREMENT
DE LA CONNAISSANCE DU MONDE EXTÉRIEUR.

Les recherches physiologiques et embryologiques ont confirmé sur ce point les vues de l'école philosophique. (Locke, Condillac.)

La simple observation de l'apparition et du développement de

l'intelligence chez l'enfant, est déjà suffisante pour montrer le rapport étroit qui relie le travail psychique aux impressions sensibles périphériques.

On ne peut pas imaginer un organisme qui, dépourvu totalement d'organes des sens, arriverait à penser néanmoins.

Les impressions sensibles venant de la périphérie et recueillies par les centres cérébraux forment la base de nos émotions, de nos jugements, de tous nos raisonnements.

Le cerveau est renseigné sur les particularités du monde extérieur au moyen d'appareils spéciaux qui sont les organes des sens, reliés directement aux centres conscients.

Déjà en 1887 Meynert montra, par un schéma resté célèbre, la formation des premiers concepts (schéma de l'enfant qui voit une flamme).

C'est conformément à ce schéma que se créent dans un cerveau neuf tous les concepts, toutes les idées générales. Elles sont le résultat de l'association des sensations conscientes enregistrées par les organes des sens périphériques.

Si par l'observation de la formation de l'intelligence, chez l'enfant, on peut prétendre que celle-ci dépend absolument du nombre et de la qualité des excitations périphériques reçues par le cerveau, l'expérience nous montre aussi que ce sont ces mêmes excitations parties du milieu ambiant qui sont la cause primordiale du développement des neurones.

Lorsque ceux-ci sont inactifs, ne reçoivent pas d'excitations périphériques, la myélinisation est tardive ou même ne se produit pas. Celle-ci se fait d'autant plus vite que les sensations arrivent plus nombreuses au cerveau. (Flechsig.)

Les neurones voient leurs prolongements s'orienter et leurs dendrites se développer sous ces mêmes influences ; réciproquement les dendrites restent simples lorsque les neurones restent passifs, ne sont pas mis en fonction par les excitations qui proviennent des organes des sens. (Berger.)

L'intelligence a donc comme processus primordial, l'association des impressions sensibles reçues, perçues et dont le souvenir est conservé par les centres du cortex.

Cette capacité de se souvenir, cette mémoire, cette manifes-

tation primaire de la conscience, est elle-même soumise aux lois physiques : tout protoplasma, si humble qu'il soit, possède quelque chose de ce pouvoir mystérieux que les expériences de la physiologie tendent à définir.

Tout récemment Demoor a montré que la cellule hépatique était douée d'une « mémoire organique » par laquelle le cytoplasma hépatique peut réagir et conserver l'état d'équilibre de son métabolisme et de son activité. Si on irrigue un foie par une solution hypotonique, par exemple, et que l'on attende jusqu'à ce que l'organe se soit adapté complètement à ce nouvel état d'équilibre fonctionnel, la cellule hépatique tendra cependant à revenir à sa pression normale : « c'est vers cet état de pression « normale » qu'elle tend facilement et c'est lui aussi qu'elle atteint « aisément, au cours de ses réactions. Toute adaptation à une « autre pression est, au contraire, lente, difficile et incomplète. » (Demoor.)

Massart a démontré, par une expérience élégante la « mémoire organique » de la noctiluque, dont l'éclat lumineux est toujours plus intense pendant la nuit, alors même qu'elle aurait été placée dans l'obscurité depuis plusieurs jours.

La sensitive et d'autres végétaux nous donnent encore d'autres nombreux exemples de « mémoire organique » siégeant dans le protoplasme cellulaire.

Ce serait s'écarter des limites assignées à ce rapport que d'insister sur ce point ; il doit nous suffire d'indiquer la relation qui existe entre le monde physique extérieur et le monde intérieur, psychique ; le « psychisme » peut donc être étudié comme une manifestation énergétique et la difficulté du sujet, loin d'écarter les chercheurs, doit solliciter leurs efforts.

CHAPITRE II

PHÉNOMÈNES PHYSICO-CHIMIQUES CORRÉLATIFS AU TRAVAIL CÉRÉBRAL.

Grâce aux diverses méthodes expérimentales employées, et au perfectionnement des techniques histologiques, on a pu découvrir, dans ces dernières années, que le travail intellectuel est

corrélatif de modifications profondes du métabolisme cérébral, lesquelles se révèlent à nous sous différents aspects.

Ce sont :

1° des modifications dans l'irrigation sanguine du cerveau ;

2° des phénomènes qui montrent que les neurones sont extrêmement sensibles aux variations de la pression osmotique du sang, et que la fonction cérébrale entraîne, au sein des neurones, des modifications dans leur pression interne ;

3° des variations dans le dépôt des matériaux nutritifs du neurone ; utilisation de la matière des blocs de Nissl ; chromolyse ;

4° des modifications chimiques se révélant notamment sous forme d'oxydation ;

5° des réactions chimiques se révélant par une toxicité spéciale des urines ;

6° des variations morphologiques des neurones, en très grand nombre, correspondant à l'état de repos ou de travail du cerveau et acquérant ainsi une signification des plus importantes.

Nous allons passer ces différents points en revue sans nous y attarder trop cependant, ces faits étant actuellement bien connus.

§ 1. — *Modifications de la circulation cérébrale.*

La circulation cérébrale est régie par des dispositions vasculaires spéciales. Nous renvoyons aux travaux de De Boeck et Verhoogen, de Heger et De Boeck, pour le détail, nous bornant à retenir ici cette conclusion qui intéresse le métabolisme cérébral :

« Abaissement de la pression générale, dilatation des arté-
« rioles, ce sont là des conditions qui, nous venons de le voir,
« exerceront sur la répartition du sang de l'encéphale une
« influence décisive. Dès le début du sommeil et par le fait de la
« diminution de la pression carotidienne le sang passera diffici-
« lement par les artères longues et minces qui se rendent à
« l'écorce ; il suivra le chemin de la moindre résistance et les
« appareils mésocéphaliques seront encore irrigués pendant que
« l'écorce ne le sera plus que faiblement ; cet état se maintiendra

« aussi longtemps que la pression restera faible et que les vais-
« seaux seront dilatés, c'est-à-dire pendant toute la durée du
« sommeil. Au réveil, la pression sanguine se relève, le tonus des
« vaisseaux reprend sa valeur en même temps que celui des
« muscles striés ; aussitôt, l'irrigation corticale redevient abon-
« dante par l'addition de ces deux facteurs : élévation de la
« pression carotidienne, rétrécissement des artères de la base.
« Tant que ces deux conditions se maintiendront, la dérivation
« du sang vers les territoires corticaux est assurée ; que l'une des
« deux conditions vienne à manquer, et le fonctionnement même
« de l'écorce est immédiatement menacé ; la soudaineté de la
« syncope par arrêt du cœur en est la preuve. »

La disposition des artères cérébrales est la meilleure conditionnée pour permettre au cortex d'être subitement hyperhémie ou ischémié, suivant les variations de la pression carotidienne et surtout suivant l'action des vaso-moteurs du cerveau. Et c'est bien ce qui se passe en réalité dans les différents états psychiques.

Il est, en effet, démontré par plusieurs auteurs et notamment par Mosso que le cerveau (le cortex) se congestionne et augmente de volume pendant son état d'activité ; sous l'influence d'une émotion vive, d'un acte de réflexion, du calcul, bref, d'un acte psychique quelconque.

L'acte intellectuel, qui est la fonction du cerveau comme la contraction est la fonction du muscle, appelle donc aussi, dans l'organe dont il procède, une plus grande quantité de sang qui a pour effet de réparer la perte éventuelle en matériaux nutritifs, autrement dit énergétiques, qui, dans le cas présent, comme nous le verrons plus loin, sont représentés notamment au sein des neurones par les corps de Nissl.

L'influence de l'irrigation sanguine sur l'existence des phénomènes intellectuels, n'est-elle pas évidemment démontrée par le lien qui existe entre l'arrêt du cœur et la syncope ?

Réciproquement le fonctionnement du cerveau a une très grande influence sur la circulation générale, et notamment sur les battements du cœur. On connaît l'influence des émotions, des passions diverses sur le rythme cardiaque.

Ainsi donc l'acte psychique est lié intimement à l'état d'irriga-

gation sanguine du cerveau, et l'importance de celle-ci est démontrée plus évidemment que pour n'importe quel autre organe de la vie végétative.

§ 2. — *Sensibilité du cerveau aux variations
de la pression osmotique.*

Il résulte de nos recherches que la cellule nerveuse est douée d'une sensibilité toute particulière aux variations de la pression osmotique. Si l'on irrigue un cerveau au moyen de solutions salines à pressions osmotiques variables, on peut constater aisément par la méthode graphique que cet organe gonfle lorsqu'il est irrigué par une solution hypotonique, qu'il dégonfle au contraire lorsqu'on le soumet à l'influence d'une solution hypertonique. Ces variations de volume ont bien pour cause le changement survenu dans le volume de la cellule elle-même, ainsi que nous l'ont prouvé de nombreuses mensurations.

En poussant ces recherches plus avant et en essayant de nous rendre compte des modifications survenues dans les propriétés physiologiques et morphologiques du neurone, nous sommes arrivé à des faits positifs, que nous allons énumérer brièvement sous forme de conclusions, renvoyant le lecteur à nos travaux pour plus amples détails.

La cellule cérébrale est très sensible aux variations de la pression osmotique du sang qui la baigne.

Elle est semi-perméable.

Lorsque le cerveau est à l'état de veille, cette semi-perméabilité est complète et peut se maintenir pendant très longtemps alors que le cerveau se trouve être en circulation artificielle.

Lorsque l'animal en expérience est endormi, soit par le chloroforme, soit par l'éther ou la chloralose, on constate que l'intensité des échanges osmotiques est aussi grand qu'à l'état de veille, mais que la semi-perméabilité du neurone ne persiste pas. Ces anestésiques attaquent donc la propriété d'être semi-perméable de la membrane cellulaire ou du système qui lui en tient lieu.

Les variations fréquentes et alternatives de la pression osmo-

tique du sang sont pour le neurone des excitations qui provoquent un phénomène de chromolyse. Lorsque celui-ci est trop fortement accentué, la propriété de semi-perméabilité du neurone disparaît.

Il y a donc une relation manifeste entre le phénomène de chromolyse et la perte de la semi-perméabilité.

Le phénomène de chromolyse peut être provoqué par l'excitation électrique du cortex, ou d'un nerf périphérique tel que le nerf optique. On constate alors un gonflement du centre cortical excité, correspondant à un état de chromolyse assez avancé des neurones, bien que cependant le cerveau soit irrigué à ce moment par une solution isotonique qui, normalement, ne produit aucune variation de volume de l'organe.

L'explication de ce phénomène nous paraît être la suivante :

La chromolyse débute toujours par la fragmentation, la désagrégation moléculaire de la chromatine de Nissl. Il nous paraît logique que le résultat de cette désagrégation soit la mise en liberté d'un plus grand nombre d'ions libres ou de molécules devant influencer la pression osmotique de la cellule. Il s'en suivrait donc que dans tout début de chromolyse, la tension osmotique de la cellule s'élève. Dans le cas présent où la cellule nerveuse est baignée par une solution isotonique, la pression intérieure de la cellule, sous l'influence de l'excitation électrique provoquant le phénomène de chromolyse, devient plus élevée que la tension du liquide qui la baigne, c'est-à-dire que celle-ci devient hypotonique par rapport à la tension osmotique intérieure de la cellule. La conséquence fatale est la suivante : genèse d'un courant d'endosmose qui a pour résultat le gonflement de la cellule, la dilution de son milieu intérieur et l'adaptation de ce dernier aux propriétés du liquide circulant.

Le phénomène de la chromolyse peut donc être interprété dans une certaine mesure comme ayant la valeur d'un réglage de la tension intérieure du neurone.

Or, l'observation microscopique renseigne que le travail cérébral s'accompagne toujours d'une chromolyse plus ou moins forte, vite compensée à l'état normal. Il s'ensuit que le travail cérébral s'accompagne de modifications de la pression osmotique

intérieure du neurone, modifications qui ont pour effet d'accélérer et d'augmenter les échanges entre la cellule et le milieu extérieur qui l'entoure.

Qui dit fragmentation, désagrégation, et peut-être transformation chimique de la chromatine, avec modification des propriétés physiques d'osmose du neurone, dit libération et transformation d'énergie.

Le travail cérébral correspond donc à une transformation d'énergie dans le neurone même, il nous apparaît déjà comme faisant partie du cycle énergétique de la cellule cérébrale.

§ 3. — *Travail cérébral et chromolyse.*

Nous venons de dire que le travail cérébral s'accompagne d'un phénomène de chromolyse dans les neurones, phénomène d'autant plus marqué que la fonction cérébrale est à ce moment plus développée.

De nombreux auteurs ont, en effet, démontré que les réactions colorantes des neurones ont des effets différents suivant l'état de repos ou de travail de la cellule nerveuse.

Mann démontra, par des expériences ayant pour but de rechercher les modifications qui se produisent dans l'état de la chromatine des cellules du centre psycho-optique de chiens chez lesquels la vision avait été abolie d'un seul côté, que ces cellules s'enrichissent en chromatine lorsqu'elles sont au repos, et qu'il y a consommation progressive de ces matériaux lorsque les neurones entrent en activité.

Demoor confirma plus tard ces résultats. Nous citons le texte du travail de ce dernier auteur se rapportant à ces recherches :
« Nous couvrons un des yeux de l'animal au moyen d'un gros
« paquet de ouate et nous laissons l'autre entièrement libre,
« quelque temps après, nous fixons l'animal sur la planche
« d'opération et nous laissons toujours les yeux dans les mêmes
« conditions. Nous ouvrons alors rapidement la cage thoracique,
« après avoir fait la ligature en masse des artères intercostales ;

« nous introduisons une canule dans l'aorte, en pénétrant par le
« ventricule gauche, et nous jetons une forte ligature sur l'aorte
« descendante. Nous injectons ensuite par la canule, dans la
« partie du système artériel laissé libre, c'est-à-dire dans le
« système céphalique, une solution chaude de NaCl à 0.9 p. c.
« Nous lavons ainsi le réseau sanguin de tout le sang qui y est
« contenu. Nous substituons alors au liquide physiologique une
« solution de HgCl_2 chlorurée chaude (37°) et saturée. Quand le
« fixateur a passé sous pression dans le cerveau pendant cinq
« minutes, nous ouvrons lestement la boîte crânienne, nous dé-
« coupons dans la masse céphalique les parties que nous désirons
« étudier. Les coupes sont
« colorées par l'éosine et la toluidine ou par l'éosine et le bleu
« de méthylène. (Mann.)

« Les préparations ainsi obtenues nous ont montré, comme à
« Mann, que les cellules du centre optique correspondant à l'œil
« ouvert sont moins riches en chromatine que les autres, que la
« forme de leur noyau est irrégulière et que leur volume cellu-
« laire est généralement diminué. Nous avons essayé de déter-
« miner quel est le temps nécessaire pour que, dans ces expé-
« riences, une différence se manifeste entre les deux centres
« optiques. Après dix minutes d'éclairage unilatéral, la lumière
« étant celle d'une journée claire d'été, nous n'avons pu relever
« aucun signe de différenciation ; après trente minutes nous avons
« constaté une modification dans la richesse de la chromatine,
« sans que le noyau pour cela présentât une modification quel-
« conque de sa forme. »

La même année, Pergens constata les mêmes variations dans l'état de la chromatine des neurones de la rétine. Dans l'obscurité, ceux-ci s'enrichissent en chromatine. Lorsque l'œil est exposé à la lumière, et que les neurones rétiniens entrent en activité, il y a utilisation et disparition progressives de la chromatine.

Geeraerd démontra quelques années plus tard que si on provoque la fatigue cérébrale, la consommation de cette matière peut être telle, qu'elle peut disparaître presque complètement du neurone.

Il est donc démontré qu'il existe au sein des cellules cérébrales une matière qui s'accumule ou disparaît progressivement suivant l'état de repos ou de travail du cerveau.

Nous avons insisté sur ce point parce qu'il est très important au point de vue énergétique ; nous voyons dans la chromatine une substance énergétique spéciale des neurones, qui doit mettre en liberté l'énergie actuelle utile à la fonction cérébrale : au travail psychique.

§ 4. — *Les oxydations dans le système nerveux.*

La disparition de la chromatine corrélativement au travail cérébral, est un phénomène physico-chimique. Quel est le processus chimique qui intervient ? Est-ce comme pour le muscle un phénomène d'oxydation ? Sous ce rapport la physiologie est encore muette. Il y a en effet des oxydations qui se font dans le cerveau, pendant le travail cérébral, mais elles sont singulièrement réduites si on les compare aux oxydations qui se passent dans le muscle. Il est vrai que nous ne connaissons ni la nature des corps chimiques utilisés et qui disparaissent dans le neurone, ni le rapport qu'il y a entre le taux d'oxydation à un moment donné et la disparition de matières telle que la chromatine au sein du neurone lui-même. Des recherches qui tendraient à résoudre cette question seraient de la plus haute importance au point de vue du problème de l'énergétique cérébral.

Quoi qu'il en soit, il est manifeste qu'à l'état d'activité le tissu nerveux est le siège d'oxydations plus importantes qu'à l'état de repos. Le système nerveux central est avide d'oxygène : si on injecte du bleu de méthylène dans le système nerveux au repos, il y a coloration du tissu ; si, au contraire, on l'injecte lorsqu'il est en état d'activité, il y a décoloration du bleu de méthylène, décoloration due à une oxydation. Un système nerveux central anesthésié se colore ; si on vient à l'exciter, la région motrice qui entre en activité se décolore. (Verworn.)

Une expérience de Verworn, qui montre bien le rôle de l'oxygène dans la fonction du système nerveux est celle-ci : on fait

à une grenouille une légère injection de strychnine. On obtient immédiatement des convulsions généralisées. Au bout de quelques instants ces convulsions cessent, la moëlle est devenue inexcitable. Si alors on fait une injection au moyen de serum physiologique ne contenant pas d'oxygène, on constate que les attaques convulsives réapparaissent.

L'explication donnée par l'auteur est que le sérum a entraîné avec lui l'anhydride carbonique accumulé dans le tissu nerveux, et a permis à l'oxygène du tissu, l'oxygène anaérobique, d'agir sur les éléments nerveux et de provoquer par oxydation de nouvelles convulsions. Et ce qui le prouve, c'est que, après un certain temps les convulsions ayant cessé, si alors on irrigue l'animal avec du serum oxygéné, de nouvelles convulsions réapparaissent, qui montrent bien l'influence très grande qu'a l'oxygène dans la fonction nerveuse.

Il y a donc un phénomène d'oxydation bien marqué qui est corrélatif au travail du système nerveux.

Et cependant lorsqu'on veut essayer de chiffrer la quantité d'oxygène absorbée et d'anhydride carbonique rejeté, dans les différents états de repos ou de travail cérébral, on arrive à constater que comparativement au muscle, le taux de l'oxydation dans le cerveau est notablement réduit.

Des expériences de ce genre ont été faites par Hill et Nabarro ; elles ont été reprises à Bruxelles par Heger et Philippen.

Nous donnons ici le texte de ces derniers auteurs se rapportant à ce sujet :

« Hill et Nabarro ont comparé l'intensité des oxydations dans
« le sang cérébral et dans le sang musculaire, soit pendant le
« repos, soit pendant une période de vive excitation. Ayant
« remarqué que le sang extrait du pressoir d'Hérophile présente
« une couleur moins foncée que le sang revenant des membres,
« ils ont recueilli simultanément des échantillons de sang prove-
« nant de la carotide, du torculum et de la veine fémorale pro-
« fonde, chez le chien. Le tableau suivant, que j'emprunte au
« compte rendu de leurs expériences, résume les résultats
« obtenus :

REPOS.				TÉTANOS.					
				Phase tonique.			Phase clonique.		
				Carotide.	Torculum.	Veine fémorale.	Carotide.	Torculum.	Veine fémorale.
Gaz du sang.	Carotide.	Torculum.	Veine fémorale.	Carotide.	Torculum.	Veine fémorale.	Carotide.	Torculum.	Veine fémorale.
Oxygène. . .	16,81	13,39	—	15,17	10,22	—	15,77	11,46	—
Oxygène. . .	18,10	—	5,12	17,05	—	3,3	18,66	—	6,03
Ac. carbonique.	40,86	44,74	—	44,98	49,04	—	30,59	33,50	—
Ac. carbonique.	37,63	—	46,39	39,53	—	53,43	25,33	—	44,66

« Les différences obtenues montrent donc qu'à l'état de repos, « ou du moins en l'absence d'excitations téтанisantes, le sang « cérébral » perd 3.42 d'oxygène et gagne 3.88 d'acide carbo- « nique, alors que dans le même temps le sang « musculaire » « a perdu 12.98 d'oxygène et gagné 8.76 d'acide carbonique. « Pendant le téтанos, la différence est encore plus sensible : le « sang « cérébral » perd seulement 4 à 5 d'oxygène et ne gagne « que 3 à 5 d'acide carbonique, alors que le sang musculaire perd « 12 à 14 d'oxygène et gagne 13 à 19 d'acide carbonique.

« Les expériences de Hill et Nabarro paraissent avoir été faites « avec une précision rigoureuse et en nombre suffisant pour « autoriser des conclusions positives. Il est tout à fait remar- « quable que les accès épileptiformes les plus violents ne déter- « minent pas dans les centres nerveux une production d'acide « carbonique comparable à celle qui a lieu dans les muscles.

« Comme les expériences de Hill et Nabarro concordent par- « faitement avec les résultats des recherches que j'ai faites, je « crois pouvoir conclure que l'observation directe, loin de dé- « montrer que le cerveau est le siège d'un métabolisme intense, « tend au contraire à prouver l'infériorité de la valeur des « échanges dans cet organe comparativement à ceux qui s'opè- « rent dans les muscles. »

Heger et Philippen ont étudié la valeur des échanges dans le

système nerveux en opérant sur des chiens curarisés; ils ont observé que, lorsque le système musculaire est mis hors cause les excitations portant sur les nerfs amènent parfois une augmentation de l'oxygène absorbé, mais, chose remarquable, cette particularité coïncide avec une diminution de l'anhydride carbonique exhalé ! Il y aurait donc emmagasinement d'oxygène et non oxydation immédiate, à l'inverse de ce qui se fait dans les muscles.

Héger a repris ces expériences sur des lapins inoculés du virus de la rage et arrivés au stade de paralysie; bien que le système nerveux reste excitable et subisse des troubles profonds, les échanges respiratoires diminuent et les excitations nerveuses les plus violentes n'influencent pas quantitativement, de manière appréciable, le métabolisme organique.

L'influence que le chimisme corrélatif au travail psychique a sur la présence dans l'urine de produits secondaires d'oxydation, tels que l'urée, a été recherchée.

Heger a démontré que l'azote urinaire n'augmente pas par le fait du délire et ne diminue pas par le fait de la démence. Des résultats intéressants ont été obtenus par la démonstration d'une relation entre le travail psychique et la toxicité de l'urine.

§ 5. — *Travail psychique et toxicité urinaire.*

C'est Bouchard qui, le premier, fit connaître les propriétés toxiques de l'urine, qui reconnut les variations du coefficient urotoxique existant à l'état normal, et qui mentionna l'activité cérébrale comme pouvant être une des causes de variation de ces coefficients urotoxiques.

De nombreux travaux particuliers de cliniciens montrent que dans certaines affections mentales l'urine des malades acquiert une toxicité remarquable, toxicité due apparemment au travail psychique intense qui se fait chez ces malades.

Pour que ces observations aient une valeur décisive, il faut pouvoir éliminer le plus possible les toxines dues surtout au travail musculaire. Or, c'est précisément chez les mélancoliques,

chez lesquels le système musculaire est le plus inactif, que l'on trouve la plus grande toxicité urinaire.

Héger s'est particulièrement occupé de cette question et nous reproduisons ici ses propres termes :

« J'ai, pour ma part, spécialement étudié, à la maison de santé
« d'Uccle, des mélancoliques ; ils m'ont paru convenir mieux que
« d'autres malades au but que je me proposais, parce que, chez
« eux, la langueur musculaire coïncide souvent avec une surexci-
« tation mentale presque continue ; de plus, la tranquillité rela-
« tive de leur vie permet plus souvent que chez d'autres agités,
« la récolte régulière des urines. En même temps, ils conve-
« naient à notre but par cette raison qu'ils présentent presque
« toujours cette intensité de travail cérébral tout aussi désirable,
« dans la circonstance, que sa continuité ; généralement, le mé-
« lancolique n'éprouve de l'anxiété que par la complexité même
« des associations d'idées qui forment le fond de son délire. L'ac-
« tivité intellectuelle des mélancoliques se révèle aussitôt qu'ils
« arrivent à pouvoir décrire leurs souffrances, et l'obstination
« qu'ils mettent souvent à détailler les moindres causes de leurs
« impressions douloureuses est encore une preuve de ce travail
« physique latent, intense et continu, qui les épuise.

« Il est vrai qu'ils n'agissent guère ; mais c'est parce qu'ils
« hésitent sans cesse entre des résolutions contradictoires et
« c'est aussi parce que, chez eux, les phénomènes inhibitoires
« sont considérablement augmentés ; or, l'inhibition n'est pas
« l'inertie, tant s'en faut : elle représente au contraire une forme
« élevée et intense de l'activité nerveuse.

« Chez les mélancoliques, la sensibilité est généralement
« intacte, parfois exagérée, jamais éteinte ; le point de départ, le
« stimulant normal des actes intellectuels persiste donc et la
« vitesse des transmissions motrices qui ne dépendent pas du
« système cortical, la réaction pupillaire, par exemple, n'est pas
« diminuée. Mais comme les impressions perçues n'aboutissent
« pas aux décharges motrices qui devaient suivre, l'anxiété
« survient : elle est bien le signe de ce surmenage intérieur qui
« correspond à un travail psychique intense.

« Guislain semble avoir écrit pour eux l'épigraphe de son livre : « Toute sensation est douloureuse pour l'aliéné ».

« Il semble donc que si les opérations cérébrales correspondent à un métabolisme intense, nous devons en trouver la preuve dans les produits d'excrétion des mélancoliques.

« Or, c'est un fait d'observation banale que la résistance de ces malades à l'inanition ; leur urine contient moins d'urée, moins de phosphates que l'urine normale, fait qui se rattache uniquement à leur alimentation restreinte ; les mélancoliques qui se nourrissent régulièrement ont une urine normale au point de vue de l'uréométrie, comme au point de vue des phosphates. Birt et Zülzer croient même que les états de dépression favorisent l'élimination des phosphates urinaires, tandis que les états d'excitation réduisent le chiffre de phosphore éliminé (1).

« De Boeck et Slosse ont fait sur ce sujet des recherches d'où il résulte que l'urine de certains mélancoliques présente une hypertoxicité remarquable (2).

« Gardeur a repris récemment, à l'Institut Solvay, l'étude de cette question ; il a apporté certains perfectionnements à la méthode d'extraction des poisons de l'urine (3) ; il a comparé la qualité et la quantité de ces poisons dans l'urine d'individus normaux et adonnés à des travaux intellectuels intenses, enfin, dans l'urine de personnes atteintes de mélancolie agitée. Les résultats qu'il a obtenus confirment les précédents et les étendent en démontrant que les excitations nerveuses, qu'elles soient dues à l'intensité du travail intellectuel ou à l'excitation mentale délirante, influencent notablement le chimisme organique, non seulement au point de vue quantitatif, mais également au point de vue qualitatif ; les phénomènes normaux de la nutrition sont entravés ou viciés, l'hypertoxicité urinaire n'est que la conséquence de cette viciation. »

Le travail cérébral produit donc des toxines, qui, dans certains cas de mélancolie observés, notamment par Slosse et De Boeck, peuvent provoquer chez l'animal auquel on les injecte,

des convulsions aussi intenses que celles provoquées par la strychnine.

Que toutes les toxines que l'on retrouve dans l'urine des personnes dont le travail intellectuel est intense, proviennent du cerveau, nous nous gardons bien de l'affirmer, car tout acte intellectuel a sa répercussion sur le système musculaire, ou sur les organes de la vie végétative ; mais bien certainement le cerveau entre pour une grande part dans la production de ces poisons urinaires.

§ 6. — *Travail cérébral et modifications morphologiques des neurones.*

S'il est vrai, comme nous venons de le voir, que le travail cérébral s'accompagne de phénomènes physiques et chimiques aujourd'hui démontrés, il est naturel de s'attendre à ce qu'il détermine des modifications dans l'aspect des neurones.

C'est la structure qui, dans un organe, une cellule, permet aux réactions physico-chimiques de se faire, dans les conditions propres à la manifestation des caractères de la vie ; réciproquement elle est liée et dépend intimement de l'état de ces réactions.

Suivant donc l'état de veille ou de sommeil, suivant l'intensité du travail psychique, on devra retrouver des modifications structurales des neurones en rapport avec ces différents états.

Les travaux de neurologie sont actuellement très nombreux qui montrent la variabilité très grande de la structure du neurone. Nous en résumerons quelques-uns.

On a pu constater en 1895 que, sous l'influence de la morphine, du chloroforme, de l'hydrate de chloral, ou sous l'action d'une longue excitation, les prolongements protoplasmiques des cellules cérébrales se couvrent de varicosités nombreuses : c'est ce que Demoor appelle l'état moniliforme du neurone.

Pendant le sommeil hivernal, Querton a constaté également ce même état, et Stefanowska a montré que les appendices piri formes de ces mêmes dendrites sont susceptibles d'expansion

ou de rétraction sous l'influence de facteurs aussi nombreux que divers.

Berkley a vu le même fait se produire chez des animaux auxquels il avait injecté de l'alcool éthylique ou du sérum sanguin d'un animal d'une autre espèce. De même que Monti qui signala la disparition des petites épines des prolongements protoplasmiques et l'aspect grossièrement noueux et bosselé de ceux-ci dans les foyers emboliques provoqués par l'injection de poussières de lycopode ou de charbon dans les carotides.

Les neurones constitutifs de la rétine sont susceptibles de modifications structurales importantes en rapport avec l'intensité des rayons lumineux qui les frappent (Pergens), et les neurones cérébraux eux-mêmes voient les éléments de leur protoplasma, les corps de Nissl, se modifier, s'user et disparaître sous l'influence de la fatigue, du travail exagéré (Geeraerd) ou de différents facteurs physiques (osmose, Renauld) ou chimiques.

Certains auteurs, portant plus loin leurs investigations, ont démontré que les neurofibrilles elles-mêmes changent d'aspect suivant l'âge, le développement, etc. (Ramon-y-Cajal) et Dustin, notamment, a démontré que l'hypertrophie neurofibrillaire est toujours due à la réduction d'un des trois facteurs de la réaction bio-chimique (matière oxydable, gaz oxydant, température), tandis que la multiplication avec affinements des fibrilles semble avoir, au contraire, son origine dans l'accroissement de valeur d'un ou plusieurs d'entre eux.

Ces différentes recherches visant la morphologie de la cellule nerveuse montrent à toute évidence que le travail cérébral est lié à l'état morphologique fonctionnel du neurone.

* * *

Nous venons de voir, par l'exposé de ces différents faits expérimentaux, que le travail cérébral s'accompagne de réactions, de modifications chimiques et physiques, qui modifient considérablement la physiologie du cerveau.

Réciproquement toute cause quelconque qui est susceptible d'apporter un trouble dans cette physiologie normale, c'est-à-

dire dans les conditions normales où se font les réactions physico-chimiques dites « vitales » du neurone, apportera un trouble plus ou moins profond dans la fonction du cerveau : dans la pensée.

Expérimentalement on a constaté que les variations d'ordre physique ou chimique du sang amènent des modifications importantes dans l'excitabilité des neurones.

Nous avons déjà vu que les conditions physiques de circulation sont extrêmement importantes et que le moindre arrêt du cœur provoque la syncope.

La présence dans le sang de substances toxiques, même en quantités infinitésimales, modifie dans de grandes proportions l'excitabilité cérébrale, et l'on a pu, par des expériences qu'il serait trop long de rapporter ici, répartir ces substances toxiques en substances stimulantes et déprimantes suivant l'exagération ou la diminution de l'excitabilité cérébrale qu'elles provoquaient.

Au point de vue intellectuel, ces modifications d'excitabilité, sous la dépendance des variations des propriétés physico-chimiques du sang qui irrigue le cerveau, ont pour effet de provoquer des états psychiques spéciaux appelés délires. C'est ainsi que l'on a pu constater et décrire notamment trois sortes de délires bien caractéristiques au point de vue auquel nous nous plaçons : 1° le délire asphyxique lié à des variations trop grandes dans la quantité d'oxygène du sang ; 2° les délires toxiques dus à la présence dans le sang de substances toxiques, souvent en quantité extraordinairement minime, et parmi lesquels le délire alcoolique en est un des plus remarquables, et enfin, 3° le délire thermique dû à la trop grande élévation de température du sang.

RESUME ET CONCLUSIONS

Tous ces faits expérimentaux nous montrent en toute évidence que le travail intellectuel est sous la dépendance immédiate des mêmes lois physiques et chimiques qui règlent la fonction des autres organes de la vie végétative.

Comme pour le foie, les poumons, les reins, les muscles, le cerveau est soumis aux lois physiques de l'osmose.

Comme pour le muscle dans lequel nous voyons les cellules musculaires utiliser un hydrate de carbone, lorsqu'elles entrent en activité, nous voyons les cellules cérébrales utiliser une matière spéciale : la chromatine, lorsqu'elles entrent en fonction.

De même que dans les glandes à sécrétion externes nous voyons la morphologie de la cellule glandulaire se modifier suivant les états de repos ou de travail de la sécrétion, nous voyons les neurones corticaux changer leur aspect morphologique suivant l'état de repos ou de travail psychique.

De même encore, que dans tout organe de la vie végétative, la fonction appelle un afflux de sang, la fonction cérébrale fait que le cerveau se congestionne, permettant ainsi à l'organe en activité de réparer les matériaux nécessaires à son métabolisme, matériaux détruits par des processus chimiques d'oxydation ou autres, et dont les produits secondaires témoignant de l'activité chimique du cerveau, se retrouvent sous forme de poisons qui donnent à l'urine des personnes dont le travail intellectuel est intense, une hypertoxicité remarquable.

Pour toutes ces causes on doit admettre que l'énergie dépensée pour produire le travail intellectuel a, comme l'énergie dépensée dans le travail musculaire son origine dans les actes chimiques de la nutrition ; mais tandis que le muscle isolé trouve en lui-même les matériaux énergétiques nécessaires à sa contraction, on n'a jamais prouvé et à notre avis on n'imagine même pas qu'un cerveau isolé des organes sensitifs et musculaires puisse penser : le système nerveux dans son ensemble et le cerveau en particulier fonctionne comme distributeur plutôt que comme producteur d'énergie. L'acte chimique de la contraction se localise dans le muscle qui se contracte ; les actes chimiques qui conditionnent les manifestations de l'intelligence siègent, pourrait-on dire, dans l'organisme tout entier, tout au moins est-ce l'appareil névro-musculaire intégral qu'il faut envisager ici.

Au surplus, les recherches d'électro-physiologie portant sur les nerfs et sur les muscles tendent de plus en plus vers une

assimilation entre ce qui se passe dans toutes les parties des appareils névro-musculaires ; mais dans un organe aussi accessible que le muscle, où le métabolisme est à la fois plus intense et plus simple que dans le cerveau, les constatations sont plus faciles et l'on a pu établir un rapport d'équivalence entre l'énergie chimique initiale et le travail mécanique obtenu.

Cette équivalence n'est pas, jusqu'ici, démontrée pour le cerveau ; nous savons que la valeur des échanges correspondant aux actes psychiques est réduite, elle existe, mais n'a pu encore être mesurée.

TABLE DES MATIÈRES

	Pages.
Introduction	5

LIVRE PREMIER

La loi de la conservation de l'énergie se vérifie-t-elle dans la physiologie du muscle?	9
---	---

Chapitre I

De l'irritabilité et de l'excitation	9
--	---

Chapitre II

Transformation de l'énergie potentielle en énergie actuelle utile. Travail intérieur ou travail physiologique.	14
§ 1. L'énergie utilisée par le muscle est d'origine chimique	14
A. Variation de la circulation sanguine dans le muscle en travail	14
B. Modification du chimisme du muscle en état de travail . . .	18
§ 2. Du rôle des substances azotées dans la contraction musculaire. .	23
§ 3. L'énergie chimique du muscle est fournie principalement par l'oxydation des hydrates de carbone.	29
§ 4. Du rôle des graisses dans la fonction musculaire	31
Conclusion.	32

Chapitre III

Les énergies actuelles du muscle	32
§ 1. La contraction, énergie mécanique	32
§ 2. Énergie thermique du muscle.	33
§ 3. Énergie électrique, troisième forme d'énergie actuelle du muscle.	35

Chapitre IV

Pages.

Cycle énergétique du muscle. Valeurs comparées des différentes énergies actuelles musculaires. Leur équivalence et leur localisation dans le temps	37
§ 1. L'énergétique envisagée dans la contraction statique.	37
§ 2. L'énergétique dans la contraction dynamique	39
§ 3. Localisation dans le temps des énergies actuelles du muscle	41
Conclusion finale.	43

LIVRE DEUXIÈME

Le problème énergétique envisagé au point de vue du travail intellectuel	43
--	----

Chapitre I

Le travail intellectuel, l'intelligence dépend entièrement de la connaissance du monde extérieur	44
--	----

Chapitre II

Phénomènes physico-chimiques corrélatifs au travail cérébral	46
§ 1. Modification de la circulation cérébrale.	47
§ 2. Sensibilité du cerveau aux variations de la pression osmotique.	49
§ 3. Travail cérébral et chromolyse	51
§ 4. Les oxydations dans le système nerveux.	53
§ 5. Travail psychique et toxicité urinaire	56
§ 6. Travail cérébral et modifications morphologiques des neurones	59
Résumé et conclusions	61



